



# Le genre *Nowakia* (Dacryoconarides) dans le Praguien (Dévonien) de la République Tchèque: Biométrie, systématique, Phylogénie, Paléoenvironnements.

Sylvia Gessa

## ► To cite this version:

Sylvia Gessa. Le genre *Nowakia* (Dacryoconarides) dans le Praguien (Dévonien) de la République Tchèque: Biométrie, systématique, Phylogénie, Paléoenvironnements.. Paléontologie. Université Rennes 1, 1996. Français. NNT: . tel-00648815

**HAL Id: tel-00648815**

**<https://theses.hal.science/tel-00648815>**

Submitted on 6 Dec 2011

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**S. GESSA**

ISSN 1240-1498

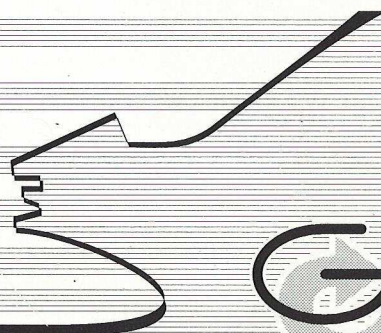
ISBN 2-905532-81-5

**Le genre *Nowakia* (Dacryoconarides)  
dans le Praguien (Dévonien)  
de la République Tchèque**

BIOMÉTRIE, SYSTÉMATIQUE, PHYLOGÉNIE,  
PALÉOENVIRONNEMENTS

**MEMOIRES**

1997



**Géosciences**

**Rennes**

**n° 82**

**MEMOIRES DE GEOSCIENCES - RENNES**

**N° 82**

**Silvia GESSA**

**Le genre *Nowakia* (Dacryoconarides)  
dans le Praguien (Dévonien)  
de la République Tchèque :  
Biométrie, Systématique, Phylogénie,  
Paléoenvironnements**

**Thèse de Doctorat de l'Université de RENNES  
soutenue le 22 Novembre 1996**

**Géosciences - Rennes  
UPR-CNRS n°4661  
Université de Rennes I  
Campus de Beaulieu  
F - 35042 - RENNES Cédex  
(France)**

**1997**





**ISSN : 1240-1498**

**ISBN : 2-905532-81-5**

**1997**

**GEOSCIENCES-RENNES**

**UPR-CNRS n°4661**

**Université de Rennes I - Campus de Beaulieu**

**F-35042-RENNES Cédex (France)**

**Silvia GESSA**

**Le genre *Nowakia* (Dacryoconarides) dans le Praguien (Dévonien  
de la République Tchèque :**

**Biométrie, Systématique, Phylogénie, Paléoenvironnements.**

**Mémoires de Géosciences Rennes, n°82, 256 p.**



*Je désire vivement remercier toutes les personnes  
qui par leur soutien et leurs conseils ont contribué  
à la réalisation de ce travail.*

*En particulier, je tiens à remercier l'Union  
Européenne qui a financé ma thèse dans le cadre  
du Programme Communautaire "Capital Humain  
et Mobilité" et le Comité National Français de  
Géologie qui m'a décerné le prix CNFG 1997.*



*e uscimmo a riveder le stelle*

*alla famiglia*





## Sommaire

INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE I - LES DACRYOCONARIDES ET LEUR PLACE DANS LA CLASSE	
TENTACULITOIDEA .....	5
1. Introduction .....	7
2. Morphologie .....	7
3. Mode de vie et affinités biologiques .....	9
CHAPITRE II - CADRE GÉOLOGIQUE : LE BASSIN DE PRAGUE.....	11
1. Introduction .....	13
2. Les formations du Dévonien inférieur dans le bassin de Prague .....	13
3. Le bassin de Prague au cours du Dévonien inférieur .....	18
4. Paléogéographie au Dévonien.....	22
5. Echelle chronostratigraphique-géochronologique .....	23
6. Coupes du Praguien du bassin de Prague.....	23
CHAPITRE III - ÉCHANTILLONNAGE, CARACTÈRES DES COUPES ET MÉTHODES	
D'ÉTUDE.....	31
1. Généralités .....	33
2. Coupe de Cerná rokle .....	33
3. Coupe de Velká Chuchle.....	39
4. Taphonomie .....	41
5. Procédure de dégagement .....	43
CHAPITRE IV - ANALYSE BIOMÉTRIQUE .....	45
A -MÉTHODES BIOMÉTRIQUES APPLIQUÉES AUX DACRYOCONARIDES .....	47
1. Généralités .....	47
2. Évaluation de la morphologie chez les Dacryoconarides dans les travaux antérieurs .....	48
3. Protocole biométrique proposé .....	48
4. Modalités de mesure .....	53
B - PRINCIPES DES ANALYSES STATISTIQUES UTILISÉES .....	55
1. Analyse univariée.....	55
2. Analyse bivariée.....	56
3. Analyse factorielle .....	58

CHAPITRE V - ANALYSES STATISTIQUES DES ASSEMBLAGES DE <i>NOWAKIA</i> .....	65
A - ANALYSE UNIVARIÉE .....	67
1. Comparaison des assemblages au cours du temps .....	67
2. Variabilité morphologique et taille de la coquille .....	79
B - ANALYSE BIVARIÉE .....	81
1. Homogénéité et hétérogénéité des assemblages .....	81
2. Modalités de croissance de la coquille .....	85
C - ANALYSE FACTORIELLE .....	87
ANALYSE FACTORIELLE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) : CARACTÈRES	
DÉTERMINANTS DES INDIVIDUS .....	87
1. Premier type morphologique (assemblage du niveau 3 m) .....	88
2. Deuxième type morphologique (assemblage du niveau 8,20 m) .....	90
3. Troisième type morphologique (assemblage du niveau 91 m) .....	90
4. Quatrième type morphologique (assemblage du niveau 159 m) .....	93
5. Cinquième type morphologique (assemblage du niveau 163 m) .....	96
6. Bilan des analyses .....	97
ANALYSE DISCRIMINANTE : INDIVIDUALISATION DE GROUPES D'INDIVIDUS ET SIGNIFICATION	
TAXINOMIQUE .....	98
1. Constitution des groupes discriminants .....	98
2. Premier échantillon d'individus .....	98
3. Deuxième échantillon d'individus .....	101
4. Remarques sur la constitution des groupes discriminants .....	102
5. Validité des groupes d'individus : analyse factorielle discriminante	
avec le programme STATITCF .....	103
6. Définition de la variabilité morphologique de chaque groupe :	
analyse discriminante en arbre de décision avec le programme SPAD-S .....	126
7. Résultats des analyses .....	140
CHAPITRE VI - SYSTÉMATIQUE ET BIOSTRATIGRAPHIE DES <i>NOWAKIA</i> .....	143
1. Le "groupe d'espèces <i>Nowakia acuaria</i> " .....	145
2. Systématique .....	145
GENRE <i>Nowakia</i> GÜRICH, 1896 .....	145
<i>Nowakia acuaria</i> (RICHTER, 1854) s.str. ....	147
<i>Nowakia lata</i> GESSA, 1996 .....	159
<i>Nowakia multiannulata</i> GESSA, 1996 .....	165
<i>Nowakia ampla</i> GESSA, 1996 .....	171
<i>Nowakia kabylica</i> ALBERTI, 1980 .....	176
<i>Nowakia pragensis</i> LUKES, 1991 .....	180
3. Implications biostratigraphiques .....	185

CHAPITRE VII - DISCUSSION : SIGNIFICATION DES ESPÈCES DE <i>NOWAKIA</i> .....	189
1. Définition et application du concept d'espèce .....	191
2. Types de croissance au cours de l'ontogenèse .....	192
3. Types de chambre initiale et phylogénèse .....	196
CHAPITRE VIII - DYNAMIQUE DES ESPÈCES ET FACTEURS DU PALEOENVIRONNEMENT .....	199
1. Introduction .....	201
2. Dynamique des faunes de Dacryoconarides : abondance, diversité, distribution .....	202
3. Facteurs abiotiques .....	208
4. Parallèle entre les variations des faunes et les fluctuations du $\delta^{13}\text{C}$ .....	211
5. Signification des variations du $\delta^{13}\text{C}$ .....	212
6. Conclusions .....	213
CHAPITRE IX - TENDANCES ÉVOLUTIVES ET MODÈLES DE SPÉCIATION .....	215
1. Introduction .....	217
2. Durée des espèces .....	218
3. Tendances évolutives .....	219
4. Synthèse des résultats.....	223
5. Discussion .....	227
CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	233
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	239
PLANCHES	
ANNEXE	





# INTRODUCTION



Le but de cette étude est d'analyser les processus évolutifs sur des populations de *Nowakia* du Praguien (Dacryoconarides, Dévonien inférieur). Afin de préciser la notion d'espèce chez ces formes du Paléozoïque, des analyses biométriques ont été effectuées sur de larges populations.

La définition de l'espèce reste très délicate en paléontologie en raison de l'impossibilité de vérifier l'interfécondité, critère fondamental dans la distinction des espèces sexuées actuelles. La persistance des mêmes particularités morphologiques, clairement identifiées pendant un laps de temps assez important (excédant la durée de plusieurs milliers de générations successives), est considérée comme le résultat d'un contrôle du génome sur le phénotype. L'interfécondité entre populations d'une même espèce assure un brassage génétique, qui, tout en maintenant sa "plasticité", tend à s'opposer à des dérives morphologiques trop importantes. La coexistence, dans l'espace et dans le temps, de un ou plusieurs groupes d'individus statistiquement homogènes au plan morphologique suggérera donc la présence de véritables espèces au sens biologique du terme.

Deux principaux groupes de facteurs peuvent agir dans la spéciation et la dynamique des populations. Les premiers, intrinsèques aux organismes, portent sur le patrimoine génétique et leur éthologie. Les secondes, extrinsèques, concernent notamment les paramètres physico-chimiques du paléoenvironnement. Afin de réduire au maximum l'influence des facteurs abiotiques dans les modalités de spéciation, le choix du matériel a porté sur des organismes planctoniques fossilisés dans un milieu de plate-forme externe, sans changements environnementaux majeurs.

Les Dacryoconarides, avec les Homocténides et les Tentaculitides, font partie de la Classe Tentaculitoidea. Chez les Dacryoconarides, groupe marin limité au Dévonien (408-354 M.a.) mais à répartition mondiale, le genre *Nowakia* présente de nombreuses caractéristiques favorables à une étude sur les processus évolutifs.

1) Les Dacryoconarides conservent tous les stades du développement ontogénique en raison d'une croissance de la coquille par incrémentation. 2) Le genre *Nowakia* regroupe de nombreuses espèces index dans la biostratigraphie du Dévonien. 3) L'espèce *N. acuaria* présente une répartition géographique pratiquement cosmopolite (Alaska, Arctique Canadien, Europe, Nord Afrique, Asie, Australie), correspondant dans la paléogéographie du Praguien (Dévonien inférieur) à une distribution entre 30° et 45° de paléolatitudes, de part et d'autre de l'équateur. 4) Les facteurs envisagés dans la dispersion des Dacryoconarides sont principalement liés à la température et aux courants océaniques, en raison de leur mode de vie planctonique. 5) L'absence de provincialisme restreint les éventuelles difficultés taxinomiques liées à l'existence de sous espèces ou de variants géographiques. 6) Ces organismes de petite taille sont en général abondants dans le sédiment. 7) La coquille, assez simple, possède des paramètres morphologiques faciles à quantifier.

Le genre *Nowakia* se caractérise par un taux d'évolution élevé, avec plus de 100 espèces décrites dans le Dévonien. Dans l'Emsien, d'une durée d'environ 4 millions d'années, six biozones de *Nowakia* sont déjà définies. Dans le Praguien, d'une durée évaluée à 6 millions d'années, seule la biozone à *Nowakia acuaria* (RICHTER, 1854) est en revanche couramment utilisée. Deux hypothèses peuvent alors être envisagées pour expliquer cette exceptionnelle longévité de *N. acuaria*, soit ce taxon présente une stase importante, soit il s'agit d'un groupe d'espèces proches morphologiquement ("groupe *N. acuaria*" sensu Boucek, 1967).

Une étude biométrique se révèle nécessaire pour définir la variabilité morphologique des spécimens du genre *Nowakia* au Praguien. A cet effet, des populations de *Nowakia* ont été échantillonnées, niveau par niveau, dans la coupe de Cerná rokle, l'une des successions stratigraphiques de référence du Praguien.

Le Paléozoïque du bassin de Prague (République Tchèque), étudié de longue date, offre une remarquable continuité de l'enregistrement sédimentaire et d'abondantes associations fossiles, qui fournissent une documentation exceptionnelle en quantité et en qualité. Ce bassin constitue un standard international pour le Dévonien inférieur, où les stratotypes globaux de coupe et de point (SGCP) ont été définis pour la base du Lochkovien (= base du Dévonien) et celle du Praguien.

Dans le bassin de Prague, la coupe de Cerná rokle a été choisie entre plusieurs successions stratigraphiques d'âge praguien en fonction des critères les plus favorables à la mise en évidence des processus de spéciation : 1) un intervalle de temps suffisant, de l'ordre de quelques millions d'années; 2) une faune abondante; 3) un enregistrement sédimentaire apparemment continu; 4) un paléoenvironnement à priori stable.

Compte tenu de la densité de l'échantillonnage, la résolution obtenue permet d'envisager une bonne estimation des modalités de spéciation et des tendances évolutives des *Nowakia* au cours du Praguien. Un schéma phylogénétique est proposé à partir des six espèces reconnues.

Afin de préciser l'influence des facteurs paléoenvironnementaux, une analyse des isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) a été entreprise sur les échantillons qui ont livré les Dacryoconarides. Les variations isotopiques du carbone permettent en effet d'évaluer les échanges entre les réservoirs organique et inorganique dans le cycle superficiel du carbone. Les éventuelles relations entre les variations dans l'abondance et la diversité de la faune et certains paramètres paléoenvironnementaux seront ainsi discutées.

Les méthodes morphométriques développées pour le genre *Nowakia* ont également été testées sur des Homocténides (Gessa *et al.*, 1994a) et sur des Tentaculitides (Gessa *et al.*, 1994b).

## **CHAPITRE I**

# **LES DACRYOCONARIDES ET LEUR PLACE DANS LA CLASSE TENTACULITOIDEA**





## 1. Introduction

Avec les deux autres ordres des Homocténides et des Tentaculitides, les Dacryoconarides constituent la Classe Tentaculitoidea. Tous ces organismes sont très abondants au Silurien-Dévonien, dans le milieu marin. Ils peuvent devenir le principal constituant de la roche. La position systématique de ce groupe fossile reste problématique car il a disparu à la fin du Dévonien (Frasnien) et n'a pas d'affinité claire avec des organismes actuels. Les Dacryoconarides, les Homocténides et les Tentaculitides constituent d'excellents fossiles biostratigraphiques en raison d'une large distribution géographique. En effet, ces groupes ont une répartition pratiquement cosmopolite : Europe, Nord Afrique, Asie, Australie, Amérique. Les premiers à apparaître sont les Tentaculitides, au Silurien moyen, suivis par les Homocténides et les Dacryoconarides au Dévonien. Les biozonations à Dacryoconarides et Homocténides sont bien détaillées à l'échelle mondiale, respectivement, au Dévonien inférieur-moyen et au Dévonien moyen-supérieur. En revanche, les Tentaculitides sont plutôt utilisés dans des biozonations à valeur locale. Ces trois ordres se différencient par leur forme et, vraisemblablement, par leur mode de vie (Fig. 1-2).

## 2. Morphologie

Les différences morphologiques entre les trois ordres sont bien exposées dans les travaux antérieurs (Boucek, 1964; Lardeux, 1969; Larsson, 1979; Alberti, 1993). Les Dacryoconarides présentent une coquille de petite taille, longue d'environ 5 mm, caractérisée par une ornementation externe très variable qui fournit de bons critères d'identification générique (Boucek, 1964; Lardeux, 1969; Truyols-Massoni, 1988; Alberti, 1993). Cette ornementation externe est constituée principalement par des anneaux transversaux et par des costules longitudinales (Fig. 1). La morphologie externe des Dacryoconarides varie de coquilles totalement lisses (*Styliolina*) à d'autres pourvues d'anneaux bien marqués (*Nowakia*) en passant par des coquilles dont les anneaux sont plutôt arrondis (*Guerichina*, *Viriatellina*). Cet ordre se caractérise par une chambre initiale généralement bien différenciée du reste de la coquille par un faible étranglement. L'extrémité de la chambre initiale présente parfois un court prolongement apical, observable le plus souvent en lame mince. La région de l'ouverture, chez les organismes adultes pourvus d'ornementation transversale, se différencie par des anneaux plus fins et plus nombreux (Lardeux, 1969). L'intérieur de la coquille est totalement dépourvu de cloisonnements à la différence des deux autres ordres. L'observation en lame mince montre que la paroi interne de la coquille reflète plus ou moins bien le profil externe. Certains auteurs (Ljaschenko, 1955; Fisher, 1962) attribuent une valeur générique à l'aspect, lisse ou ondulé, de la surface interne de la coquille. En revanche, Lardeux (1969) avait remarqué la présence de ces deux types de surface dans la même population de *Nowakia acuaria*, démontrant qu'il ne s'agissait que des variations intra-spécifiques. Des observations personnelles montrent qu'un même spécimen peut avoir une surface interne lisse dans la région apicale tout en étant ondulée dans la région de l'ouverture. La microstructure de la coquille apparaît constituée par des

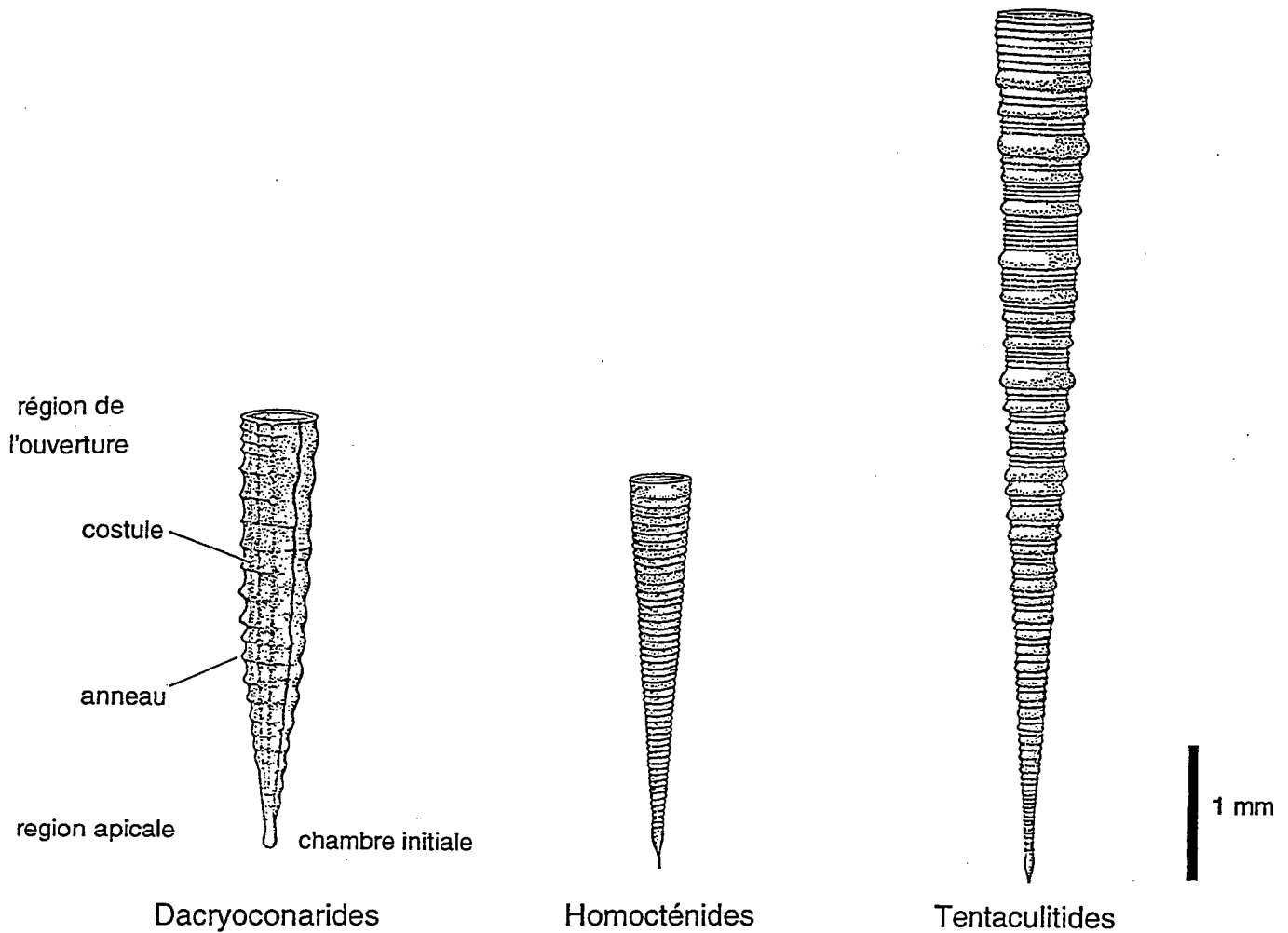


Fig. 1. - Représentation schématique de la coquille des Dacryoconarides, des Homocténides et des Tentaculitides (modifié d'après Lardeux, 1969; Alberti, 1979; Larsson, 1979).

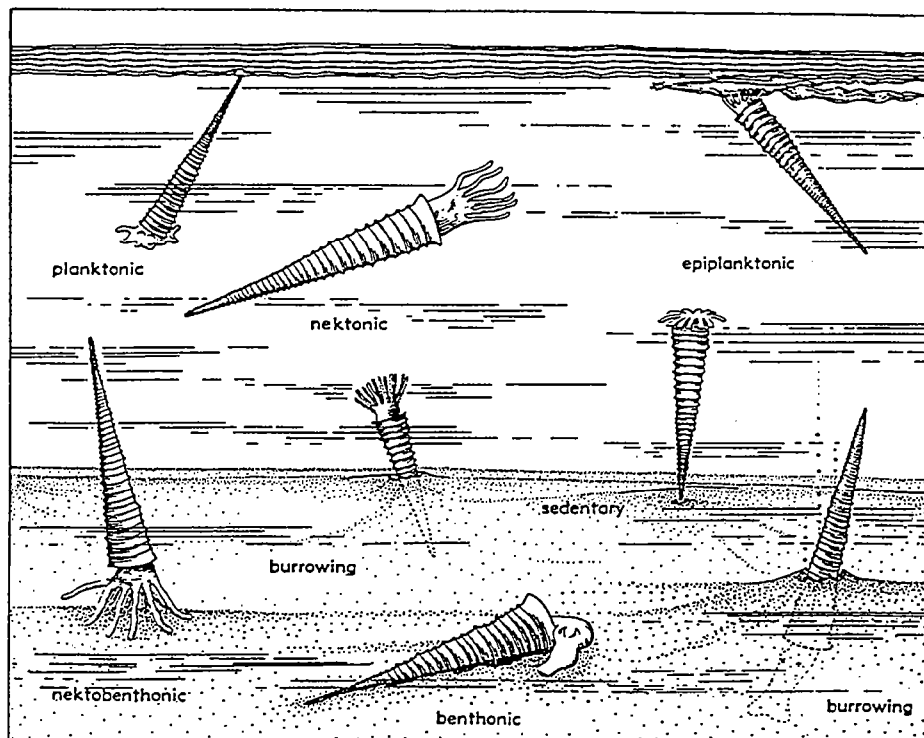


Fig. 2. - Représentation schématique du mode de vie envisagé pour les Dacryoconarides, les Homocténides et les Tentaculitides (d'après Fisher, 1962).

lamelles plus ou moins parallèles à la surface de la paroi (Lardeux, 1969). Une amélioration dans la connaissance de la microstructure de certains Dacryoconarides a été fournie par l'utilisation du microscope électronique à balayage (Alberti, 1975; Yochelson et Lindemann, 1986; Schindler et Neuser, 1993). L'étude de la microstructure des Dacryoconarides mérite encore d'être poursuivie afin d'améliorer la compréhension générale du groupe et de préciser ses affinités biologiques.

Les Homocténides (sensu Alberti, 1993) présentent une coquille de forme conique et de taille comprise entre 4 et 6 mm (Boucek, 1964; Lardeux, 1969; Sauerland, 1983; Truyols-Massoni, 1988; Alberti, 1993). L'ornementation externe est constituée principalement par des anneaux transversaux à profil aigu (Fig. 1). Certains genres (*Homoctenowakia* et *Paranowakia*) présentent de fines costules longitudinales. La principale caractéristique des Homocténides concerne la chambre initiale conique, pourvue d'un prolongement tubulaire très long. Les observations de la coquille, en section, indiquent une paroi très mince, constituée par des microlamelles. Une présence inhabituelle de cloisons est signalée par Ljaschenko (1959).

Quant aux Tentaculitides, ils se caractérisent par une coquille de grande taille, comprise en moyenne entre 1 et 2 cm (Lardeux, 1969; Larsson, 1979). L'ornementation externe est principalement constituée par des anneaux de taille et d'espacements variables (Fig. 1). Il en résulte une ornementation transversale très diverse qui permet des distinctions au niveau générique. Une micrornementation longitudinale est présente. La chambre initiale de la coquille est petite et allongée. La structure interne des Tentaculitides se singularise par des cloisons bien développées dans la région apicale.

### 3. Mode de vie et affinités biologiques

De nombreux auteurs ont discuté des affinités biologiques des Dacryoconarides, des Homocténides et des Tentaculitides (Boucek, 1964; Lardeux, 1969; Alberti, 1975; Zagora, 1984; Farsan, 1994). Les comparaisons s'orientent en général vers les Mollusques; les Dacryoconarides sont rapprochés des Ptéropodes et les Tentaculitides de certains Céphalopodes. Ces analogies se basent sur la morphologie générale de la coquille, mais, dans le détail, de nombreuses disparités subsistent. Les formes actuelles peuvent présenter certains caractères totalement absents chez les organismes fossiles, ainsi qu'une composition et une structure de la coquille, en partie différentes. Des hypothèses sont avancées pour le mode de vie de ces trois ordres à partir des caractères de la coquille (Fig. 2). Les coquilles, petites et fines, des Dacryoconarides et des Homocténides sont considérées comme des formes pélagiques (Lardeux, 1969). Au contraire, le modèle avancé pour les Tentaculitides, typiques du faciès "rhénan" au Dévonien inférieur, est celui d'organismes benthiques ou nectobenthiques (Lardeux, 1969; Larsson, 1979; Farsan, 1994). Les hypothèses formulées sur le mode de vie de ces groupes fossiles s'appuient principalement sur l'épaisseur et la forme de la coquille et sur des comparaisons avec des organismes actuels. Les types de faciès qui renferment ces microfossiles et la nature des associations qui les accompagnent fournissent des éléments

supplémentaires de validation des modèles envisagés. Les Tentaculitides sont fréquents dans les faciès de plate-forme proximale où ils ne sont que très rarement associés aux Dacryoconarides et aux Homocténides . Ces deux derniers ordres, en revanche, peuvent coexister. On les rencontre en général dans les dépôts de plate-forme externe, voire dans des sédiments plus distaux.



## **CHAPITRE II**

### **CADRE GÉOLOGIQUE : LE BASSIN DE PRAGUE**



## 1. Introduction

Le bassin de Prague, partie centrale du Massif Bohémien (République Tchèque), correspond à une séquence Paléozoïque (Cambrien inférieur-Dévonien moyen), affectée par l'orogénèse hercynienne. Ce bassin repose sur un socle Protérozoïque affecté par l'orogénèse cadomienne (Fig. 3). Dans la paléogéographie du Dévonien inférieur, la Bohême paraît située sur la marge externe de l'ensemble nord-gondwanien à des latitudes proches de 30° S.

Les conditions favorables d'affleurement, le caractère peu ou pas métamorphique des séries sédimentaires et la variété des associations fauniques, font de ce bassin de Prague une région classique, très étudiée en paléontologie. Depuis le siècle dernier, de nombreuses études stratigraphiques et paléontologiques ont en effet détaillé la succession et les faunes paléozoïques de Bohême (voir par exemple Chlupác, 1988; Chlupác, 1994b; Chlupác, 1995). Les Sous-Commissions Internationales de Stratigraphie ont même établi plusieurs limites chronostratigraphiques dans ce bassin. Les Stratotypes Globaux de Coupes et Points (GSSP: Global Stratotype Section and Point) ont ainsi été définis à Pozáry pour la base du Prídolí (Kříž *et al.*, 1986), à Klonk pour la base du Dévonien, équivalent à la base du Lochkovien (McLaren, 1973; Martinsson, 1977) et à Velká Chuchle pour la base du Praguien (Chlupác et Oliver, 1989). Le bassin de Prague constitue donc une référence internationale pour les trois étages susmentionnés. Un cadre plus précis concernant la stratigraphie, les associations fauniques et les paléoenvironnements du Dévonien inférieur, est exposé dans les paragraphes suivants.

## 2. Les formations du Dévonien inférieur dans le bassin de Prague

Le Dévonien du bassin de Prague (voir références *in* Chlupác, 1988) montre une large variété de faciès, liée aux changements des paléoenvironnements au cours du temps et dans l'espace. De nombreuses études fournissent des informations assez précises sur l'évolution géologique de ce bassin. La séquence dévonienne du bassin de Prague débute au Lochkovien et se poursuit, sans discontinuité majeure, jusqu'au Givetien pro-parte (Fig. 4). Les données stratigraphiques présentées ici concernent exclusivement le Dévonien inférieur, constitué de quatre formations avec, de la plus ancienne à la plus jeune, les formations de Lochkov, de Praha, de Zlíchov et de Daleje-Trebotov (Chlupác, 1981, 1982). Ces formations ont été principalement définies sur des bases lithologiques, en prenant en compte, parfois, des éléments biostratigraphiques. Les membres reconnus dans ces formations, en revanche, représentent exclusivement des unités lithostratigraphiques.

### *Formation de Lochkov*

La première formation du Dévonien inférieur est la Formation de Lochkov (Fig. 4). Sa limite inférieure coïncide avec la base du Lochkovien et sa limite supérieure se situe dans le Praguien basal, à quelques mètres au dessus de la limite Lochkovien-Praguien. Deux membres, le Calcaire de Kotys et le Calcaire de Radotín, y sont reconnus. Les coupes-types de ces deux membres se situent respectivement à Kotys, près de Koneprusy, et à Cerná rokle, près de

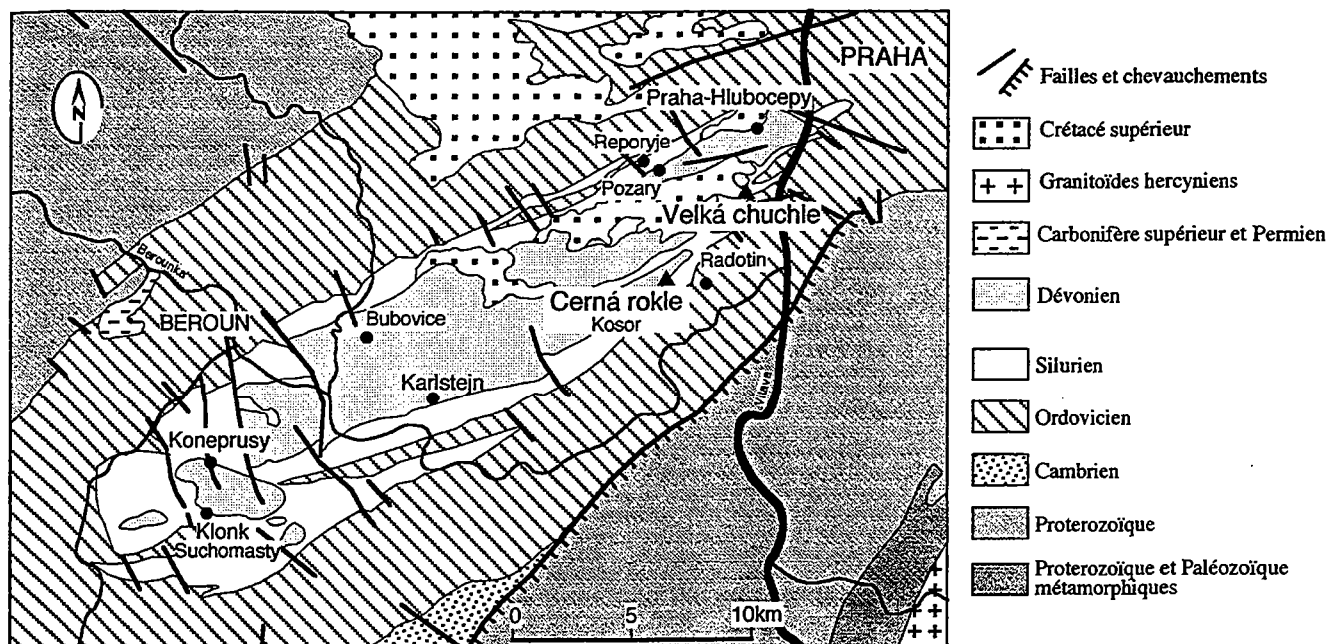


Fig. 3. - Carte géologique simplifiée du bassin de Prague (d'après Chlupáč 1993), avec la localisation des coupes de Cerná rokle et de Velká Chuchle.

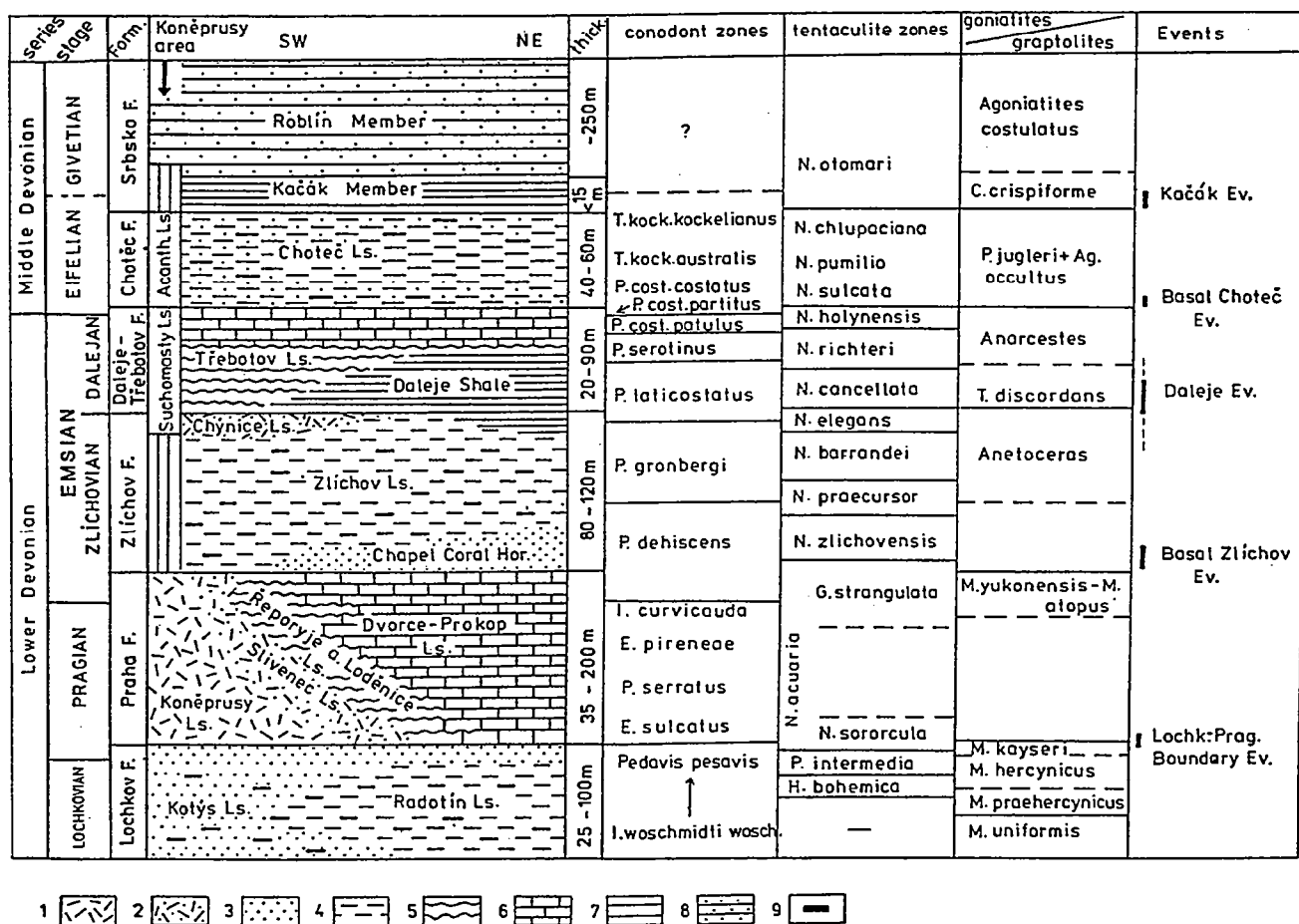


Fig. 4. - Schéma stratigraphique du Dévonien dans la bassin de Prague (modifié d'après Chlupáč, 1988). 1. calcaires blancs récifaux et biodétritiques, 2. calcaires rougeâtres biodétritiques, 3. calcaires biodétritiques gris, 4. calcaires biomicritiques gris-foncés et biodétritiques, 5. calcaires nodulaires micritiques rouges, 6. calcaires micritiques gris, souvent nodulaires, 7. argiles carbonatées, 8. sédiments de type flysch, 9. cherts. Les lignes verticales indiquent des interruptions de la sédimentation.

Kosor (Fig. 3). Le Membre de Kotys est constitué par des calcaires sparitiques gris clair, agencés en gros bancs. Aucune lamination n'est présente et la faune prédominante est de type benthique. D'après Chlupác (1982, 1983), les faunes recueillies dans ce membre indiquent l'Assemblage Benthique 3 de Boucot (1975), caractéristique d'une zone de plate-forme peu profonde et à haute énergie. Le Membre de Radotín correspond à des calcaires biomicritiques-biosparitiques de couleur foncée, en plaquettes et avec des intercalations argilo-carbonatées. Les structures sédimentaires, telles que les laminations et le granoclassement, sont bien visibles. Les études sédimentologiques et l'analyse des assemblages fauniques, d'après Chlupác (1982, 1983), indiquent un milieu de plate-forme assez profonde, d'énergie moyenne, correspondant aux Assemblages Benthiques 4 à 5 de Boucot (1975). La Formation de Lochkov, d'une épaisseur maximale de 100 mètres, a livré un total de 250 espèces fossiles (Chlupác, 1982).

### *Formation de Praha*

La Formation de Praha (Fig. 4) représente la presque totalité du Praguien, sa limite inférieure se situant légèrement au-dessus de celle de l'étage (Chlupác et Oliver, 1989; Chlupác, 1993). La base de l'Emsien a été fixée par la Sous-Commission Internationale de Stratigraphie à l'apparition du Conodonte *Polygnathus dehiscens* (House, 1993). La première occurrence de ce fossile index survient dans la Formation de Praha, qui se poursuivrait donc dans l'Emsien inférieur (Fig. 4). Un agencement complexe de faciès s'observe latéralement dans cette formation, depuis des faciès récifaux jusqu'à des dépôts de plate-forme profonde (Fig. 5). Ces faciès du Praguien s'organisent en cinq membres avec, selon un gradient bathymétrique croissant : le Calcaire de Koneprusy, le Calcaire de Slivenec, le Calcaire de Lodenice, le Calcaire de Reporyje et le Calcaire de Dvorce-Prokop. Les coupes-types de ces membres (Fig. 3) sont respectivement situés à Císársky lom près de Koneprusy, à Cikánka près de Radotín, à Branzovy, à Na pozárech près de Reporyje et à Cerná rokle près de Kosor.

Le Membre de Koneprusy, constitué de calcaires bioclastiques massifs blancs à gris clair, représente un complexe typiquement récifal. Sa faune benthique, très abondante et diversifiée, comprend plus de 500 espèces (Chlupác, 1982, 1983). Le Membre de Slivenec correspond à des calcaires sparitiques massifs rougeâtres, en gros bancs; la faune est surtout représentée par des organismes benthiques associés à quelques formes planctoniques. Les associations fossiles de ces deux membres, d'après Chlupác (1982, 1983), indiquent l'Assemblage Benthique 3 de Boucot (1975), caractéristique d'une zone de plate-forme peu profonde, à haute énergie.

Le passage à des dépôts plus fins survient avec le Membre de Lodenice qui comprend des calcaires biosparitiques-biomicritiques bien stratifiés, en plaquettes, pourvus localement d'intercalations argilo-carbonatées. La faune est composée d'organismes benthiques et planctoniques, que Chlupác (1982, 1983) attribue à l'Assemblage Benthique 4 de Boucot (1975).

Les deux derniers membres sont représentés par le Membre de Reporyje, calcaire nodulaire micritique rougeâtre, et par le Membre de Dvorce-Prokop, calcaire nodulaire

micritique gris, avec localement des intercalations argilo-carbonatées. Les associations fauniques de ces deux membres correspondent, d'après Chlupác (1982, 1983), aux Assemblages Benthiques 4 à 5 de Boucot (1975) qui indiquent un environnement de plate-forme profonde à faible énergie. Au Praguien, le Calcaire de Dvorce-Prokop représente le faciès le plus profond et le plus distal du bassin de Prague.

La séquence d'âge Praguien supérieur exposée dans la carrière de Stydlé vody, près de Bubovice (Fig. 3), se singularise par la présence de plusieurs niveaux d'argiles à Graptolites, intercalés dans les calcaires de Dvorce-Prokop. La faune comporte également d'autres organismes pélagiques comme des Dacryoconarides, des Nautiloïdes, des Phyllocarides et des Chitinozoaires. La composition de ces argiles, riches en carbone organique et en pyrite, indique un milieu de plate-forme profonde, pauvre en oxygène. Un tel dépôt n'implique pas forcément un changement de bathymétrie important, et une même profondeur est retenue par Chlupác (1983) pour la mise en place de ces shales à Graptolites et pour celle du Calcaire de Dvorce-Prokop. Les niveaux d'argiles à Graptolites pourraient correspondre, selon cet auteur, à un milieu à faible taux de sédimentation et à une riche production de phytoplancton.

Tous ces membres montrent des transitions latérales et verticales qui ajoutent à la complexité lithostratigraphique régionale. Au cours du Praguien, les calcaires micritiques de faible énergie s'étendent plus largement que les calcaires bioclastiques d'énergie élevée, traduisant ainsi un approfondissement général du bassin (références *in* Chlupác, 1982). La puissance maximale de la Formation de Praha est de 200 mètres. Environ 700 espèces fossiles ont été décrites dans le Praguien du bassin de Prague (Chlupác, 1982).

#### *Formation de Zlíčov*

Certains auteurs utilisent parfois le terme de Zlíčovien avec une signification d'étage. Ce terme, dérivé du nom de localité Zlíčov (sud de Prague), désigne une unité chronostratigraphique locale, correspondant à une partie importante de l'Emsien inférieur. Cette subdivision n'a cependant pas été retenue dans la nomenclature chronostratigraphique internationale du Dévonien.

La limite inférieure de la Formation de Zlíčov (Fig. 4) coïncide avec celle de l'étage Zlíčovien et sa limite supérieure marque la fin de la succession carbonatée. La Formation de Zlíčov se caractérise par des calcaires biosparitiques gris, localement micritiques. La faune associée correspond, d'après Chlupác (1982, 1983), à un Assemblage Benthique 4-5 de Boucot (1975). Les calcaires bioclastiques grossiers ("Chapel Coral Horizon") présents dans la partie inférieure de la formation sont interprétés comme des dépôts récifaux. Dans les niveaux les plus élevés de la formation, on distingue le Membre de Chynice, caractérisé par des calcaires biosparitiques rougeâtres, de milieu peu profond. Le milieu de dépôt de la Formation de Zlíčov (Fig. 5), excepté le "Chapel Coral Horizon" et le Calcaire de Chynice, est interprété comme une zone de plate-forme de profondeur moyenne, soumise à des variations de l'énergie hydrodynamique (Chlupác, 1983). L'épaisseur maximale attribuée à la Formation de Zlíčov

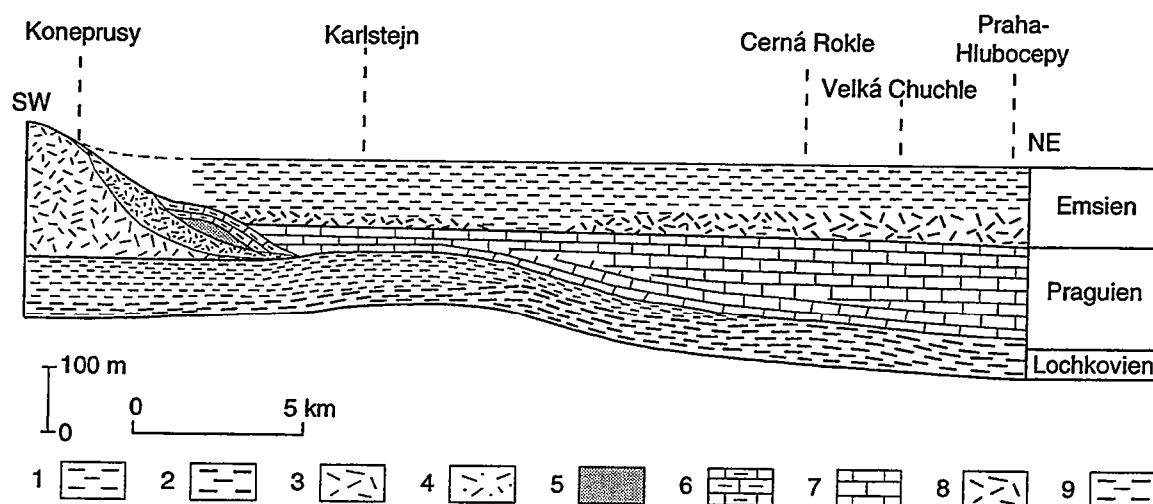


Fig. 5. - Schéma du flanc SE du bassin de Prague montrant les relations entre les différents faciès du Dévonien inférieur (modifié d'après Chlupác, 1976). Formation de Lochkov : 1 Calcaire de Kotys; 2 Calcaire de Radotín. Formation de Praha : 3 Calcaire de Koneprusy; 4 Calcaire de Slivenec; 5 Calcaire de Lodenice, 6 Calcaire de Reporyje; 7 Calcaire de Dvorce-Prokop. Formation de Zlíchov : 8 "Chapel Coral Horizon"; 9 Calcaire de Zlíchov.

series	stages	sea level curve high ← low	events	important biotic features	documented in CSSR: ↑
Upper	Famennian		Hangenberg Event "annulata Event"	← decline of clymenids	reefs documented in Moravia-Silesia
	Frasnian		Suite of Frasnian - Famennian boundary Events	← starting rapid evolution of Clymenids marked change in benthic a. decline of dacryoconarids	
Middle	Givetian		"Monticoceras Event"		
	Eifelian		Kačák Event Basal Choteč Event	flourishing stringocephalids marked change in benthic faunas, goniatites, etc. marked change in benthic a. planktic faunas	
Lower	Emsian		Daleje Event	← onset of anarcestid goniatites	reefs documented in the Barrandian
			Basal Zlíchovian Event	← appearance of goniatites	
	Pragian			← last known graptolites	
	Lochkovian		Lochkovian - Pragian Boundary Event	marked change in benthic less marked in planktic elements	
				New faunal elements: S/D boundary	

Fig. 6. - Courbe des variations du niveau de la mer dans le Dévonien de la République Tchèque, en relation avec les événements et les changements fauniques importants (d'après Chlupác, 1988).

est d'environ 100 mètres. Plus de 200 espèces fossiles ont été décrites dans le Zlíchovien du bassin de Prague.

#### *Formation de Daleje-Trebotov*

Le Dalejien, comme le Zlichovien, représente un étage local. La Formation de Daleje-Trebotov, dont le nom vient des localités de Daleje et Trebotov, à Prague-Hlubočepy (Fig. 3), s'est déposée dans un intervalle de temps correspondant pour partie à l'Emsien supérieur et à l'Eifelien basal. Cette formation est subdivisée en trois membres : l'Argilite de Daleje, le Calcaire de Trebotov et le Calcaire de Suchomasty (Fig. 4). Les coupes-types des deux premiers membres sont définis à Prague-Hlubočepy (Fig. 3) et le troisième à Suchomasty.

Le Membre de l'Argilite de Daleje, compris entre la partie la plus élevée du Zlíchovien et la partie inférieure du Dalejien, est constitué par des argiles carbonatées avec des intercalations de calcaires micritiques qui augmentent à proximité du Calcaire de Trebotov; les faunes benthiques et pélagiques sont abondantes. Le Membre de Trebotov, dont l'âge est compris entre l'Emsien supérieur pro-parte et la partie la plus inférieure de l'Eifelien, correspond à des calcaires micritiques avec des petites intercalations marneuses; son association faunique indique un faciès à Céphalopodes. Les membres de Daleje et de Trebotov livrent une faune correspondant, d'après Chlupác (1982, 1983), à un Assemblage Benthique 4-5 de Boucot (1975).

Le Membre de Suchomasty est constitué par des calcaires biosparitiques-biomicritiques, avec une prédominance des formes benthiques; l'assemblage de Trilobites se caractérise par une diversité élevée (environ 50 espèces décrites). Tous les éléments sédimentologiques et paléontologiques indiquent un milieu peu profond, correspondant, d'après Chlupác (1982, 1983), à un Assemblage Benthique 3 de Boucot (1975). Ce membre, d'âge de Emsien supérieur à Eifelien basal, surmonte le Calcaire récifal de Koneprusy, d'âge Praguien. Une importante lacune de sédimentation se place donc entre ces deux ensembles carbonatés (Fig. 4).

L'épaisseur maximale attribuée à la Formation de Daleje-Trebotov est d'environ 100 mètres. Plus de 200 d'espèces fossiles ont été décrites dans le Dalejien du bassin de Prague.

### **3. Le bassin de Prague au cours du Dévonien inférieur**

Plusieurs événements stratigraphiques ont été reconnus dans la succession paléozoïque du bassin de Prague sur la base de données paléontologiques, sédimentologiques et tectoniques (Chlupác et Kukal, 1986, 1988). Le caractère global de ces événements reste encore à confirmer.

Des données préliminaires existent sur le caractère cyclique de la sédimentation au Dévonien inférieur dans le bassin de Prague (Chlupác, 1988). La validité de ces microcycles nécessite encore d'être confirmée à l'échelle de l'ensemble du bassin. Les nombreuses études concernant la sédimentation cyclique de calcaires pélagiques intercalés avec des marnes, en particulier au Mésozoïque et au Cénozoïque, suggèrent que ces dépôts cycliques sont



compatibles avec les cycles de Milankovitch (Schwarzacher et Fischer, 1982; Schwarzacher, 1993). Ils illustreraient un contrôle de facteurs globaux sur la sédimentation.

### *Lochkovien*

La transgression générale du Silurien est suivie par une phase de régression, au cours du Lochkovien (Chlupác et Kukal, 1988). Cette régression atteint son maximum au niveau de la limite Lochkovien-Praguien (Fig. 6). Dans le bassin de Prague, la sédimentation du Lochkovien-Praguien basal montre en général un caractère cyclique de micro-rythmes, de l'ordre de la dizaine de centimètres. Le nombre de micro-rythmes est évalué à 400-500 dans les membres de Kotys et de Radotín (Chlupác, 1988). La distribution des faciès au Lochkovien-Praguien basal reflète des fluctuations du paléoenvironnement passant de faciès biodétritiques d'eaux peu profondes (Calcaire de Kotys) à des dépôts carbonatés bitumineux foncés, plus distaux et plus profonds (Calcaire de Radotín).

La limite Lochkovien-Praguien (Fig. 6), telle qu'elle est définie dans le bassin de Prague, semble coïncider avec un épisode à caractère régressif (Chlupác et Kukal, 1986, 1988; Chlupác, 1988) qui présente une valeur à l'échelle globale (Fig. 7) (Johnson *et al.*, 1985; Talent et Yolkin, 1987). La régression dans le bassin de Prague semble assez brève et ne paraît pas entraîner une importante chute du niveau marin. Pourtant, à la limite Lochkovien-Praguien, des changements significatifs intéressent les faunes avec l'apparition de nouvelles espèces chez les Conodontes, les Dacryoconarides, les Chitinozoaires et des renouvellements prononcés dans les assemblages de Trilobites et parmi les autres faunes.

### *Praguien*

La succession stratigraphique durant le Praguien montre une pluralité de faciès qui se succèdent dans le temps et/ou dans l'espace. Les faciès à dominante micritique occupent le flanc NE du bassin de Prague, alors que les formations biodétritiques se développent sur le flanc NO. Les séquences, constituées en majorité par des calcaires micritiques (Calcaire de Lodenice, Calcaire de Reporyje, Calcaire de Dvorce-Prokop), montrent un caractère cyclique de l'ordre de la dizaine de centimètres, avec environ 350 cycles (Chlupác, 1988). Une durée moyenne, comprise entre 11000 et 15000 ans, est proposée pour chaque cycle en considérant tous ceux qui ont été enregistrés pendant le Dévonien inférieur (Chlupác, 1988). Si on admet une durée de l'ordre de 6 m.a. pour le Praguien (Fordham, 1992; Odin, 1994) et une vraie périodicité pour les 350 microrhythmes enregistrés dans les calcaires micritiques du bassin de Prague, une valeur de 17000 à 20000 ans peut être estimée pour chaque microcycle. Une telle valeur n'est pas très différente de celle citée dans la littérature, et rappelée précédemment, mais correspond mieux aux cycles de Milankovitch. Au Dévonien, des perturbations périodiques, sédimentologiques et paléontologiques, semblent avoir une durée de l'ordre de 12000 à 13000 ans (Bayer et McGhee, 1989). La principale difficulté pour attribuer la rythmicité relevée dans les séquences

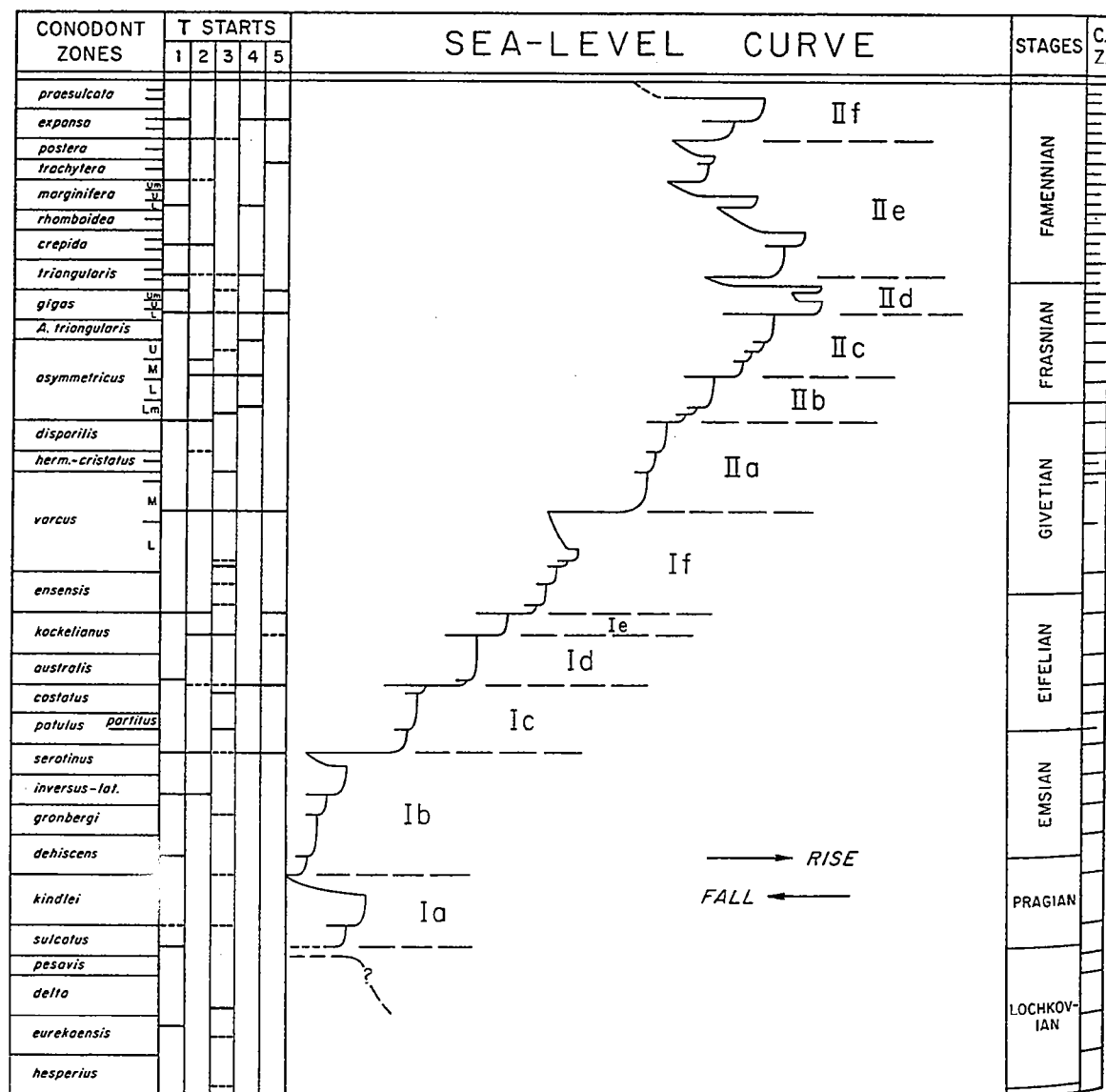


Fig. 7. - Courbe eustatique qualitative du Dévonien qui indique les cycles de transgression et régression (simplifiée d'après Johnson *et al.*, 1985).

sédimentaires du Paléozoïque aux cycles de Milankovitch est liée à l'imprécision de l'échelle chronostratigraphique (voir § 5).

Au début du Praguien, les faciès récifaux et biodétritiques (complexe récifal de Koneprusy) s'étendent plus largement que les faciès micritiques de faible énergie qui sont limités à la partie distale du bassin. Au cours du Praguien, lors de la transgression générale qui suit la régression de la limite Lochkovien-Praguien, la tendance s'inverse, avec une extension des faciès plus profonds (Chlupác et Kukal, 1986, 1988) (Fig. 6). Parallèlement, d'importantes innovations apparaissent dans les associations benthiques et planctoniques. La plus grande biodiversité est enregistrée dans le faciès récifal de Koneprusy, avec plus de 500 espèces décrites. En particulier, le groupe des Trilobites montre une augmentation nette, passant de 25 genres à la fin du Lochkovien, à 50 genres au début du Praguien, avec un total d'environ 200 espèces pour tout cet étage (Chlupác, 1988; Chlupác, 1994a). Un renouvellement important caractérise aussi les associations planctoniques à large distribution géographique (Conodontes, Dacryoconarides, Chitinozoaires). Du Lochkovien au Praguien, l'accroissement des affinités fauniques entre l'Europe et l'Australie, en particulier chez les Dacryoconarides et les Trilobites (Alberti, 1993; Chlupác, 1994a), pourrait être lié à cette transgression qui aurait entraîné une modification du parcours de certains courants océaniques.

La tendance enregistrée dans les séquences du Praguien du bassin de Prague s'inscrit dans l'augmentation générale de la biodiversité relevée au cours du Dévonien, avec un maximum à l'Emsien. Des données générales existent pour les Brachiopodes (Boucot, 1975; Talent *et al.*, 1993), les Trilobites (Morzadec, 1992; Chlupác, 1983, 1994a), les Bivalves (Stanley, 1986), les Conodontes (Klapper et Johnson, 1980) et, de manière plus générale, pour toutes les faunes marines (Sepkoski *et al.*, 1981; Sepkoski, 1984; Benton, 1995). L'hypothèse avancée pour expliquer cette augmentation de la biodiversité au Dévonien inférieur repose sur l'idée d'une biogéographie marine passant d'un provincialisme relativement élevé, culminant au Praguien-Emsien, à un cosmopolitisme croissant au Dévonien supérieur (Boucot, 1988). Une telle tendance est plus perceptible chez les groupes benthiques que chez les groupes planctoniques. D'autre part, les changements du niveau de la mer (régression de la limite Lochkovien-Praguien suivie par une transgression générale au cours du Praguien) ont pu également favoriser la conquête de nouveaux biotopes par les organismes et participer ainsi à l'augmentation de la biodiversité.

Le passage Formation de Praha-Formation de Zlíchov est assez graduel au niveau des associations fauniques, excepté chez les Graptolites où les derniers Monograptidae s'éteignent dans l'Emsien basal, et chez les Goniatites, dont les premières formes apparaissent au Zlíchovien, c'est à dire dans l'Emsien inférieur. Quelques biozones, comme *dehiscens* (Conodontes) et *strangulata* (Dacryoconarides) traversent cette limite, qui ne correspond pas exactement à la limite Praguien-Emsien (Fig. 4).

### *Emsien*

Le Zlíchovien doit uniquement être considéré comme un étage local. La base du Zlíchovien, caractérisée par un faciès biodétritique récifal, montre une variabilité d'aspects liée aux événements tectoniques locaux qui ont affecté de manière différente les diverses régions du bassin de Prague (Chlupác et Kukal, 1986, 1988). Dans sa partie supérieure, la succession du Zlíchovien montre un caractère cyclique. À l'inverse, dans sa partie inférieure, la rythmicité est perturbée par une sédimentation plus grossière (Chlupác, 1988). Les faciès sparitiques et micritiques du Calcaire de Zlíchov sont distribués de façon exactement inverse par rapport à ceux du Praguien (Chlupác et Kukal, 1988). Ceci suggère une différence dans les mouvements verticaux de la microplaque Bohême et/ou des changements de la paléogéographie locale.

Le Dalejien, étage local attribué à la partie haute de l'Emsien (références *in* Chlupác, 1988), correspondrait à un événement majeur dans le bassin de Prague, avec une phase transgressive à la base, suivie par une régression graduelle (Fig. 6). Les données sédimentologiques et paléontologiques semblent indiquer un événement significatif à l'échelle du bassin, en correspondance avec cette limite, (Chlupác et Kukal, 1986, 1988; Chlupác, 1988). Des innovations importantes caractérisent la faune et la flore au Dalejien.

## **4. Paléogéographie au Dévonien**

Dans la paléogéographie du Paléozoïque, les trois principaux paléocontinents de Laurentia (Amérique du Nord, Groenland...), Baltica (Nord Europe) et Gondwana (Sud-Europe, Afrique...), chacun constitué par plusieurs unités géographiques, se différencient par leurs caractéristiques paléoclimatiques, paléobiogéographiques, tectoniques et paléomagnétiques (Scotese *et al.*, 1985; Paris et Robardet, 1990; Scotese et McKerrow, 1990). Durant une partie du Paléozoïque inférieur, les paléocontinents de Laurentia et Baltica, situés en position septentrionale par rapport à Gondwana, étaient séparés de ce dernier par l'Océan Rhéic, d'orientation globalement est-ouest. De l'Ordovicien jusqu'au Dévonien, et même au Carbonifère inférieur, un déplacement général de Gondwana vers le nord est attesté par les données paléoclimatiques. Les régions nord-gondwaniennes passent ainsi de latitudes élevées (environ 50° à 60°S selon les localités, à l'Ordovicien) vers des latitudes plus basses (environ 30° S au Dévonien inférieur). La Bohême était localisée sur la marge externe de l'ensemble nord-gondwanien (Paris et Robardet, 1990; Chlupác, 1994b). Au Dévonien inférieur (Fig. 8), les différentes données lithologiques, paléoclimatiques ou fauniques disponibles, concordent pour positionner la Bohême à environ 30° de latitude sud (Scotese *et al.*, 1985; Paris et Robardet, 1990; Scotese et McKerrow, 1990). Les opinions divergent en revanche sur la position des régions nord-gondwaniennes au Dévonien supérieur. Un modèle, s'appuyant sur des données paléomagnétiques, situe la marge nord de l'Afrique à plus haute latitude, la séparant du Sud-Europe par un grand océan (Scotese *et al.*, 1985). Les données sur les faunes benthiques excluent totalement une telle séparation entre ces deux régions nord-gondwaniennes (Paris et Robardet, 1990). Une hypothèse originale présente la Bohême comme une

microplaque isolée dans l'Océan Rhéic entre Gondwana et Baltica, à l'Ordovicien (Havlicek *et al.*, 1994) et au Silurien supérieur (Hansch, 1995). Un tel modèle pourrait aussi s'appliquer pour le Dévonien, mais aucune donnée paléomagnétique ne le confirme pour l'instant. Une telle hypothèse intégrerait bien les rapides variations latérales de profondeur relevées dans la sédimentation dévonienne du bassin de Prague.

Toutes les observations indiquent que la Bohême était directement ouverte sur l'océan et, de ce fait, soumise aux apports des courants océaniques. Ceci expliquerait la présence en Bohême de faunes à large répartition géographique.

## **5. Échelle chronostratigraphique-géochronologique**

Dans la compréhension des événements géologiques, l'évaluation du temps constitue un aspect fondamental. La chronostratigraphie répond à l'exigence d'une échelle stratigraphique standard et globale (unités chronostratigraphiques). La géochronologie pour sa part fournit des valeurs numériques et/ou des durées en milliers ou millions d'années. L'Echelle Globale du Temps (GTS = Global Time Scale) publiée par l'IUGS (Cowie et Bassett, 1989) a été précisée récemment (Fordham, 1992; Odin, 1994). L'échelle chronostratigraphique-géochronologique adoptée ici pour le Dévonien (Fig. 9) est reprise de celle retenue par la Sous Commission Internationale de Stratigraphie du Dévonien en 1994, d'après les données de Fordham (1992). Pour le Dévonien, quatre points de calibrage (tie-point) de l'Echelle Globale du Temps (GTS) (Harland *et al.* 1990) ont été retenus : le premier, à 408,5 Ma, marque la limite Silurien-Dévonien; le second, à 391,7 Ma, concerne la base de la zone *kindlei*; le troisième, à 386,0 Ma, correspond à la base de la zone *partitus*; et le quatrième, à 367,0 Ma, se place à la base de la zone *triangularis* inférieure. Les durées généralement attribuées aux trois étages du Dévonien inférieur sont respectivement d'environ 12 Ma pour le Lochkovien, 6 Ma pour le Praguien et 4 Ma pour l'Emsien. Ces durées représentent plutôt un ordre de grandeur que des valeurs absolues précises en raison du mauvais contrôle radiométrique disponible pour calibrer la biochronologie (données numériques trop dispersées, nécessitant de nombreuses extrapolations). L'amélioration du calibrage géochronologique reste toutefois tributaire de la découverte de nouveaux niveaux bien calés par rapport à l'échelle biochronologique et susceptibles de fournir des datations radiométriques fiables.

## **6. Coupes du Praguien du bassin de Prague**

Dans le bassin de Prague, plusieurs coupes présentent des successions d'âge praguien et un choix a dû être effectué pour répondre au mieux au but de la présente étude, qui est d'analyser les processus de spéciation chez les Dacryoconarides du Praguien. Plusieurs conditions devaient être remplies : 1) une durée de sédimentation suffisante, de l'ordre de quelques millions d'années; 2) une faune abondante de Dacryoconarides; 3) un enregistrement sédimentaire continu; 4) une influence du paléoenvironnement la plus réduite possible. Les deux dernières exigences excluaient les faciès du Praguien de type récifal et/ou biosparitique

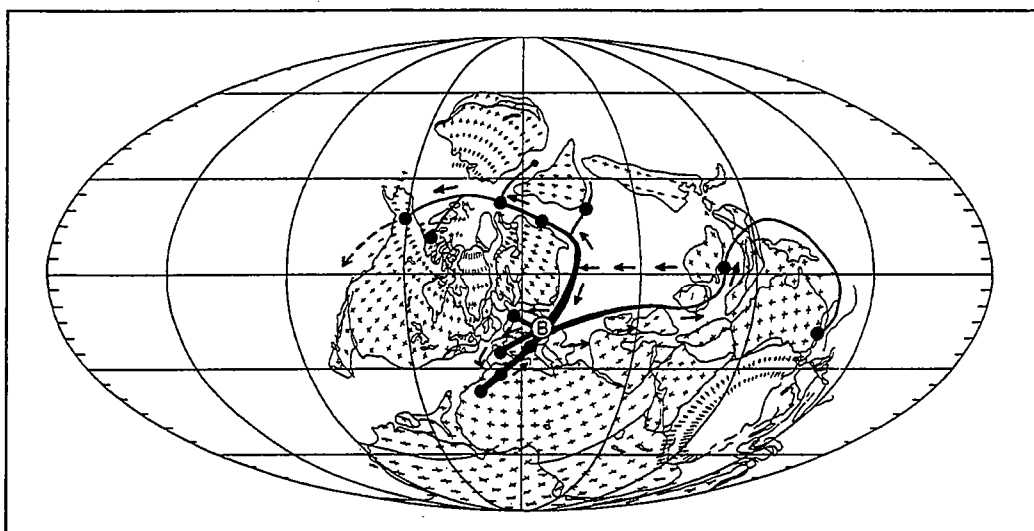


Fig. 8. - Cadre paléogéographique au Dévonien inférieur-moyen avec la localisation de la microplaque "Bohême" (B). Les flèches indiquent les courants océaniques significatifs pour la faune du bassin de Prague (d'après Chlupác, 1994b).

Ma	system	series	stage	conodont chronozone (Murphy & Berry, 1983, Kieffner, 1989)	Ma
390	Devonian	Lower	Emsian	<i>costatus</i> <i>patulus</i> <del><i>parvulus</i></del> <i>serotinus</i> <i>inversus-laticostatus</i> <i>gronbergi</i> <i>dehiscens</i>	390
			Pragian	<i>kindlei</i> <i>sulcatus</i>	391.7
400		Lower	Lochkovian	<i>pesavis</i>	400
				<i>delta</i>	
				<i>eurekaensis</i>	
410			CSS of 59.0 of Kieffner →	<i>hesperius</i>	410
			408.5		

Fig. 9. - Échelle chronostratigraphique-géocronologique pour le Dévonien inférieur (d'après Fordham, 1992).

(ex: Calcaire de Koneprusy, Calcaire de Slivenec, Calcaire de Lodenice). Un milieu de dépôt plus profond garantit une meilleure continuité de l'enregistrement des faunes et fournit des conditions physico-chimiques plus stables. Les Membres de Reporyje et de Dvorce-Prokop présentent ces caractères. Les coupes de Cerná rokle et Velká Chuchle, constitués par des faciès de milieu profond, ont donc été considérées en priorité, puisqu'elles répondent à la majorité des conditions requises (Fig. 5).

#### *Coupe de Cerná rokle*

La vallée de Cerná rokle, située au SO de Prague, à proximité du village de Kosor (Fig. 3), est une localité classique pour le Dévonien inférieur. Les roches du Praguien y affleurent bien dans des carrières abandonnées et dans la pente, sur le flanc NO de la vallée. La succession exposée à Cerná rokle (Fig. 10) comprend le Lochkovien, la limite Lochkovien-Praguien et une des successions les plus complètes du Praguien. Cette coupe renferme le stratotype du Membre de Radotín (Formation de Lochkov, Lochkovien-Praguien basal; Chlupác, 1953, 1969, 1981) et celui du Membre de Dvorce-Prokop (Formation de Praha, Praguien; Chlupác, 1957, 1969, 1981).

Le Membre de Radotín est constitué par des calcaires microsparitiques gris foncé, en bancs de 10-30 cm, alternant régulièrement avec des argilites carbonatées. Les calcaires présentent une lamination évidente et un granoclassement. Les bancs calcaires du Lochkovien sont numérotés de 1 à 75 et les niveaux argileux interstratifiés portent les numéros des deux bancs calcaires qui les encadrent. Les macrofossiles sont abondants et bien conservés : Nautiloïdes, Bivalves, Gastéropodes, Brachiopodes, Trilobites, Hyolithidés, Phyllocarides. Les fossiles utilisés pour la biostratigraphie, sont les Graptolites, les Dacryoconarides, les Conodontes (rares) et les Chitinozoaires (abondants).

A Cerná rokle (Fig. 10), la limite Lochkovien-Praguien, récemment définie à Velká Chuchle sur la base de l'apparition du Conodonte *Eognathodus sulcatus sulcatus* (Chlupác et Oliver, 1989), est localisée dans le banc 76 (Chlupác, 1993), à environ 70 cm au-dessous d'une précédente estimation de la base du Praguien qui était placée entre les bancs 80 et 81 (Chlupác *et al.*, 1985). L'actuel passage Lochkovien-Praguien, situé dans la partie sommitale du Membre de Radotín, montre un caractère continu, sans aucune trace d'érosion ou de lacune, ni de changement notable de faciès.

Le Membre de Dvorce-Prokop se caractérise par une alternance de bancs calcaires micritiques gris clair et de fins niveaux argilo-carbonatés sombres. Les calcaires présentent une structure nodulaire, particulièrement bien développée à partir du banc 87. Le Calcaire de Dvorce-Prokop est caractérisé par la finesse de la texture (micrite), la couleur claire de la roche et la présence de bioturbations (Chondrites), en particulier dans les premiers 40 mètres de la séquence du Praguien. Aucune lamination n'est visible dans ces calcaires; les plans de stratification sont irréguliers et souvent ondulés. Dans le Calcaire de Dvorce-Prokop, d'une puissance d'environ 170 m, la coupe est mesurée en mètres par rapport au toit du banc 87. La

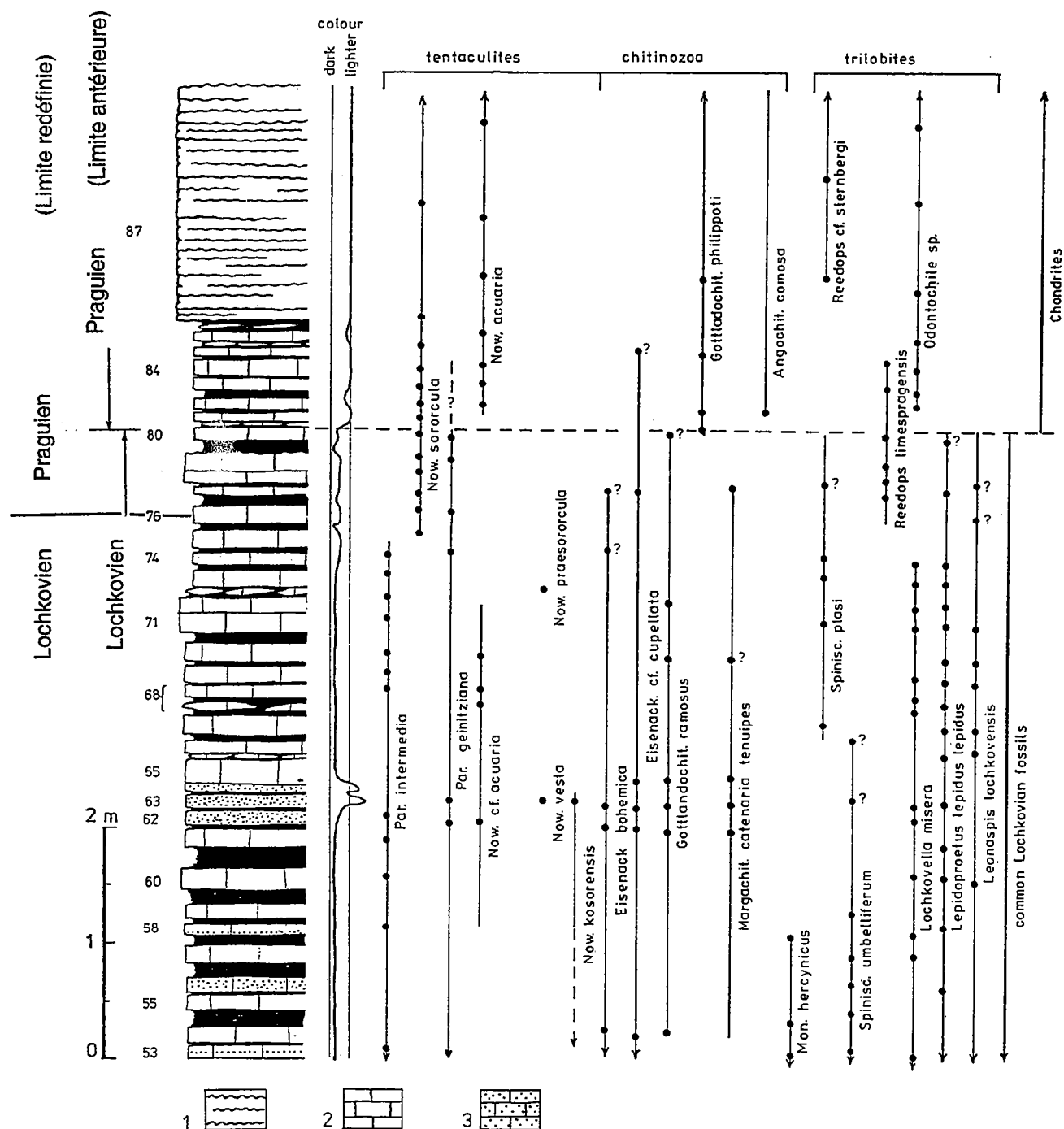


Fig. 10. - Coupe de Cerná rokle, près de Kosor. La limite Lochkovien-Praguien a été redéfinie et correspond au niveau de la première apparition du Conodonte *Eognathodus sulcatus sulcatus* (banc 76, Chlupác, 1993). La présence de Dacryoconarides, de Chitinozoaires ou de Trilobites est indiquée par des points noirs. Les lignes continues correspondent à une présence quasi certaine des espèces, tandis que les tiretés n'indiquent qu'une présence supposée (modifié d'après Chlupác *et al.*, 1985). Les lithologies sont les suivantes : 1 calcaire gris micritique; 2 calcaire gris et gris foncé microsparitique; 3 calcaire clair sparitique.



faune est représentée par les taxons suivants (voir liste complète *in* Chlupác, 1982) : Trilobites (Phacopides, Dalmanitides, Proetides), Bivalves à coquille fine (*Panenka*, *Kralovna*, *Hercynella*), petits Brachiopodes (Strophoménides, Chonétides, Atrypides, Rhynchonellides), Nautiloïdes, Poissons, Microcrinoïdes, Coraux solitaires. La microfaune est représentée par des Dacryoconarides (*Nowakia*, *Styliolina*, *Guerichina*), des Conodontes, des Chitinozoaires, des Ostracodes, des spicules de Spongiaires et des Radiolaires. La faune de Conodontes est généralement très réduite dans la coupe de Cerná rokle (Chlupác et Schönlaub *in* Chlupác *et al.*, 1980), ce qui limite les possibilités de corrélations avec l'échelle biochronologique standard des Conodontes. La distribution des Dacryoconarides (Fig. 10) était assez bien connue dans cette coupe (Chlupác *et al.*, 1985; Lukes, 1985; Lukes, 1991) avec trois espèces de *Nowakia* au Lochkovien (rares) et trois au Praguien (*N. sororcula*, *N. pragensis* et *N. acuaria*).

A Cerná rokle, le passage Praguien-Zlíchovien n'a pas été identifié de façon certaine au sommet de la coupe étudiée. Des calcaires du Zlíchovien sont connus à proximité dans d'anciens forages (communication personnelle de I. Chlupác), mais les Dacryoconarides et les Chitinozoaires identifiés au cours de cette étude n'indiquent pas encore le Zlíchovien.

La sédimentation du Lochkovien et du Praguien dans la coupe de Cerná rokle se caractérise, en général, par des calcaires pélagiques alternant avec des niveaux subordonnés argilo-carbonatés. Les caractères sédimentologiques et fauniques du Calcaire de Radotín et du Calcaire de Dvorce-Prokop suggèrent un milieu de dépôt de plate-forme externe profonde, de faible énergie, correspondant, d'après Chlupác (1983), aux Assemblages Benthiques 4-5 de Boucot (1975). Un même type de milieu est indiqué par la distribution bathymétrique des microfaciès proposée par Tucker et Wright (1990) d'après les travaux de Wilson (1975) et de Flugel (1972, 1982). Des changements dans l'énergie hydrodynamique, comme la diminution des courants (Chlupác *et al.*, 1985), peuvent expliquer le passage d'une texture microsparitique (Calcaire de Radotín, Lochkovien-Praguien basal) à une texture micritique (Calcaire de Dvorce-Prokop, Praguien). L'alternance des niveaux carbonatés et argileux, qui caractérise ces deux membres, et notamment le Calcaire de Radotín, pourrait correspondre à des changements cycliques de la paléo-bathymétrie, éventuellement liés aux cycles de Milankovitch.

#### *Coupe de Velká Chuchle*

La coupe de Velká Chuchle est bien exposée dans une carrière abandonnée, située sur le flanc ouest d'un repli synclinal, au SO de Prague (Fig. 3). La succession comprend la partie supérieure du Lochkovien, la limite Lochkovien-Praguien et la partie inférieure du Praguien (Fig. 11). Le Point Stratotype Global pour la base du Praguien a été défini dans cette coupe (GSSP) à l'apparition du Conodonte *Eognathodus sulcatus sulcatus* (Chlupác et Oliver, 1989). La faune typique du Lochkovien persiste encore dans ce banc, suggérant ainsi une continuité dans la sédimentation.

Le Lochkovien est représenté par des calcaires du Membre de Radotín, bien stratifiés, en plaquettes, et avec des intercalations de marnes. Dans les derniers mètres du Lochkovien des

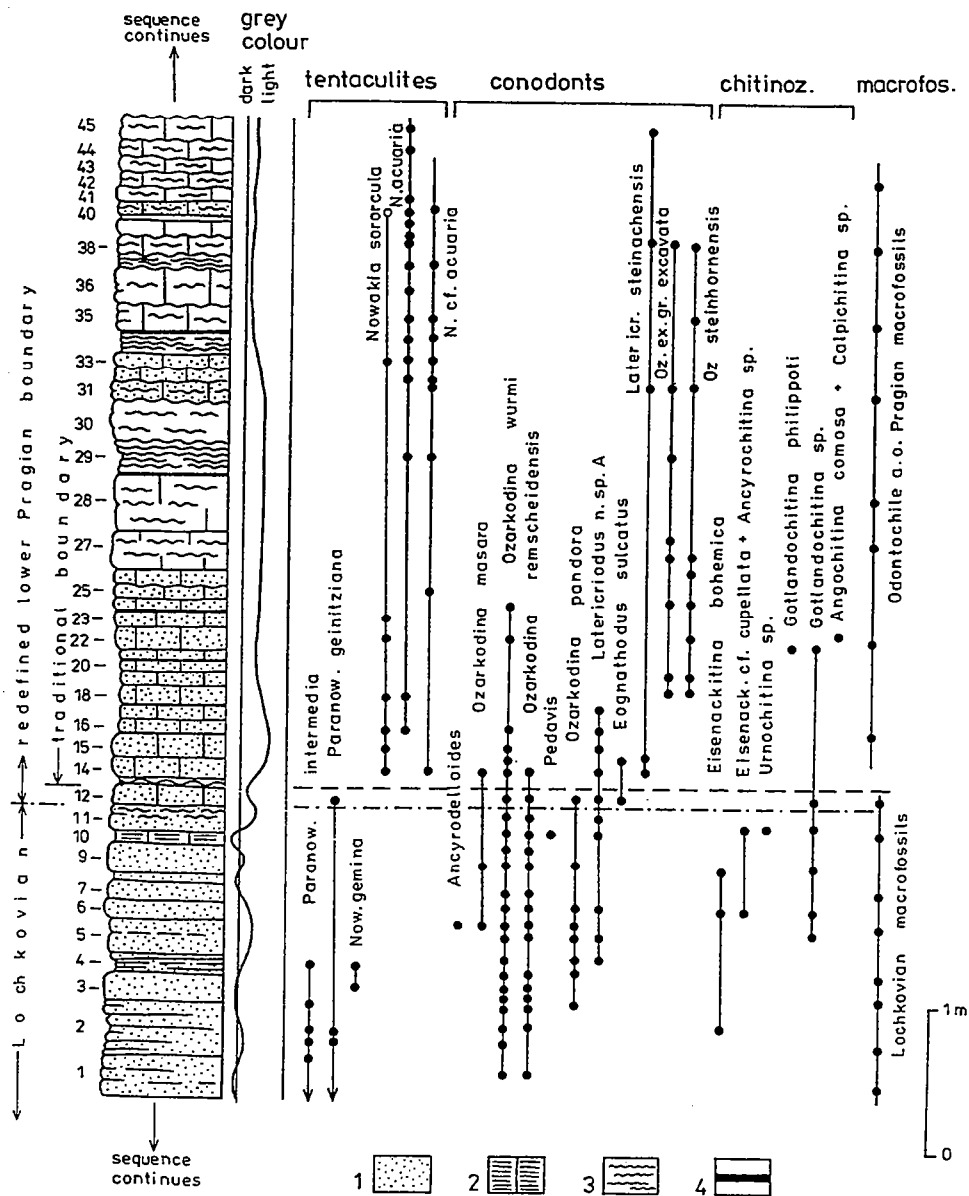


Fig. 11. - Coupe du stratotype de la limite Lochkovien-Praguien à Velká Chuchle. La base du Praguien a été fixée au niveau de la première apparition du Conodonte *Eognathodus sulcatus* (banc 12). La présence de Dacryoconarides, de Conodontes, de Chitinozoaires et de la macrofaune est indiquée par des points noirs (d'après Chlupáč et Oliver, 1989). 1 calcaire de biodétritique fin à biomicritique; 2 calcaire micritique laminé; 3 calcaire micritique nodulaire; 4 intercalation d'argile.

calcaires sparitiques avec des cherts prédominant. Le Praguien basal est caractérisé par des calcaires biosparitiques qui dominent le faciès biomicritique. Le faciès typique du Calcaire de Dvorce-Prokop constitue la suite de la coupe. Les bancs du Lochkovien et du Praguien sont tous numérotés.

A Velká Chuchle (Fig. 11), des Dacryoconarides sont présents dans de nombreux niveaux du Praguien (Chlupác et Oliver, 1989) avec deux espèces de *Nowakia* (*N. sororcula* et *N. acuaria*). L'état de préservation de la macrofaune (Trilobites, Nautiloïdes, Bivalves, Brachiopodes, Dacryoconarides) est moins favorable que dans la localité voisine de Cerná rokle. En revanche, la coupe de Velká Chuchle présente une meilleure zonation de Conodontes ce qui a conduit à la choisir comme Stratotype Global de Coupe pour la base du Praguien. La diversité faunique est toutefois plus importante dans la coupe de Cerná rokle, qui peut être considérée comme une séquence de référence auxiliaire.



## **CHAPITRE III**

### **ÉCHANTILLONNAGE, CARACTÈRES DES COUPES ET MÉTHODES D'ÉTUDE**



## 1. Généralités

La petite taille des Dacryoconarides (généralement les fossiles ramassés ne dépassent pas 5 mm) constitue une difficulté pour leur échantillonnage et leur préparation. La coquille des Dacryoconarides est le plus souvent visible sur les cassures de la roche où on peut l'observer à l'aide d'une loupe à faible grossissement. Elle peut aussi apparaître en léger relief à la surface de la roche, après altération météorique. Deux méthodes, l'une chimique, l'autre mécanique, peuvent être envisagées dans la préparation des spécimens de Dacryoconarides. L'efficacité de ces deux techniques dépend du type de fossilisation des Dacryoconarides et de la nature de la matrice.

## 2. Coupe de Cerná rokle

Comme cela a été dit plus haut, la coupe de Cerná rokle présente une succession presque complète du Praguien offrant les conditions d'échantillonnage les plus favorables (voir Chap. II. § 6). Les conditions requises pour permettre une analyse bien documentée des processus de spéciation des Dacryoconarides se trouvent réunis dans ce site. Le Praguien de cette coupe est représenté par la partie sommitale du Calcaire de Radotín et, surtout, par le Calcaire de Dvorce-Prokop. Les caractères sédimentologiques et fauniques de ces deux faciès indiquent un milieu de plate-forme externe de faible énergie (Chlupác, 1983; Chlupác *et al.*, 1985). Ce type de dépôt permet d'envisager une influence réduite du paléoenvironnement sur le développement de la faune. La séquence praguienne exposée à Cerná rokle est la plus puissante (environ 170 m) de toutes celles qui affleurent dans le bassin de Prague. On peut donc considérer que cette succession s'est déposée pendant un intervalle de temps suffisant pour permettre l'observation et l'analyse des processus de spéciation.

### *Critères d'échantillonnage*

A Cerná rokle, les calcaires pélagiques du Praguien comportent des intercalations mineures argilo-carbonatées. La faune des Dacryoconarides est abondante dans les deux types lithologiques, mais leur préservation est totalement différente. La faible compétence des argiles par rapport aux calcaires a entraîné un écrasement de la coquille des Dacryoconarides, les rendant ainsi inexploitable pour des études morphométriques. Dans les niveaux calcaires, au contraire, la nature micritique de la matrice offre une excellente préservation des Dacryoconarides. L'échantillonnage a donc porté exclusivement sur les bancs carbonatés, sauf un niveau argileux qui a été utilisé comme test pour évaluer l'abondance des Dacryoconarides dans ce type de matériel. On remarquera toutefois que les niveaux argileux renferment parfois de véritables accumulations de Dacryoconarides, alors que ces fossiles sont plus dispersés dans les sédiments carbonatés.

Au moment des prélèvements sur le terrain, le choix des échantillons a été déterminé par l'abondance des Dacryoconarides sur la cassure fraîche de la roche. La première condition pour obtenir des résultats significatifs dans une étude biométrique est de disposer d'un

échantillonnage suffisamment représentatif des taxons effectivement présents dans la roche. Les niveaux très pauvres en individus (par exemple moins de 3-4 spécimens visibles sur plusieurs morceaux de roche) ont de ce fait été exclus de l'échantillonnage. Le but était de couvrir toute l'extension du Praguien en récoltant des échantillons où les Dacryoconarides apparaissaient abondants. L'échantillonnage, déjà biaisé par la sélection faite sur le terrain a de surcroît été réduit du fait des trois parties couvertes de la coupe (Fig. 12). Un plus grand nombre de niveaux a été échantillonné dans les parties inférieure et supérieure de la succession. Un total de 54 niveaux, représentant environ 140 kg de roche, a été échantillonné au sommet du Calcaire de Radotín et dans le Calcaire de Dvorce-Prokop (Fig. 12). Pour des raisons d'éloignement de la région d'étude, l'ensemble du matériel a été prélevé en une seule mission (printemps 1993), sans possibilité d'échantillonnage complémentaire ultérieur, ce qui explique le volume de matériel récolté.

Les échantillons traités en laboratoire (40 pour un total d'environ 45 kg de roche) ont été sélectionnés parmi l'ensemble des niveaux échantillonnés, en raison de leur intérêt particulier (ex. position stratégique dans la coupe). Dans la partie inférieure de la coupe, plusieurs bancs de calcaire (numérotés de b. 82 à b. 87) avaient été échantillonnés. A l'exception des deux derniers (b. 86 et b. 87), ils livrent une faune réduite. Dans le banc 87, épais d'environ 5 m, cinq échantillons ont été prélevés à différents niveaux, indiqués entre parenthèses sur la Fig. 12. La numérotation en bancs de la coupe s'arrête au banc 87; la suite de la séquence praguienne étant mesurée en mètres à partir de ce banc.

Dans les 20 premiers mètres de la coupe, les douze niveaux traités en laboratoire montrent de grandes abondances en Dacryoconarides. Dans cet intervalle, les prélèvements réalisés à 11 m, 12,60 m et 16,50 m, trop proches d'autres niveaux, n'ont pas été étudiés. A l'inverse, trois autres niveaux (8,60 m, 8,70 m et 8,80 m), très rapprochés les uns des autres, ont été étudiés pour servir de test biométrique sur des assemblages de Dacryoconarides très voisins. Un test similaire a été également effectué à 71,60 m et à 71,80 m. Six niveaux stratigraphiques ont été étudiés entre 70 m et 100 m. Les prélèvements effectués à 72,50 m, 86,10 m, 94,70 m et 96,05 m n'ont pas été étudiés en raison de leur faible abondance en Dacryoconarides et de la proximité avec les autres niveaux plus riches. Dans la partie supérieure de la coupe, le prélèvement effectué à 151,60 m n'a pas non plus été examiné pour des raisons similaires. Des 40 niveaux examinés en laboratoire, 38 ont livré des assemblages de Dacryoconarides exploitables au plan de la biométrie. Deux échantillons ont été respectivement écartés en raison d'une lithologie défavorable (niveau argileux à 86,05 m) et d'une trop faible quantité d'individus disponibles (160,30 m).

#### *Densité et limites de l'échantillonnage*

Les échantillons traités dans la coupe de Cerná rokle se répartissent de manière assez uniforme le long de la coupe, avec en moyenne un assemblage de Dacryoconarides tous les 2,5 mètres environ (Fig. 12). L'échantillonnage est cependant pratiquement deux fois plus dense



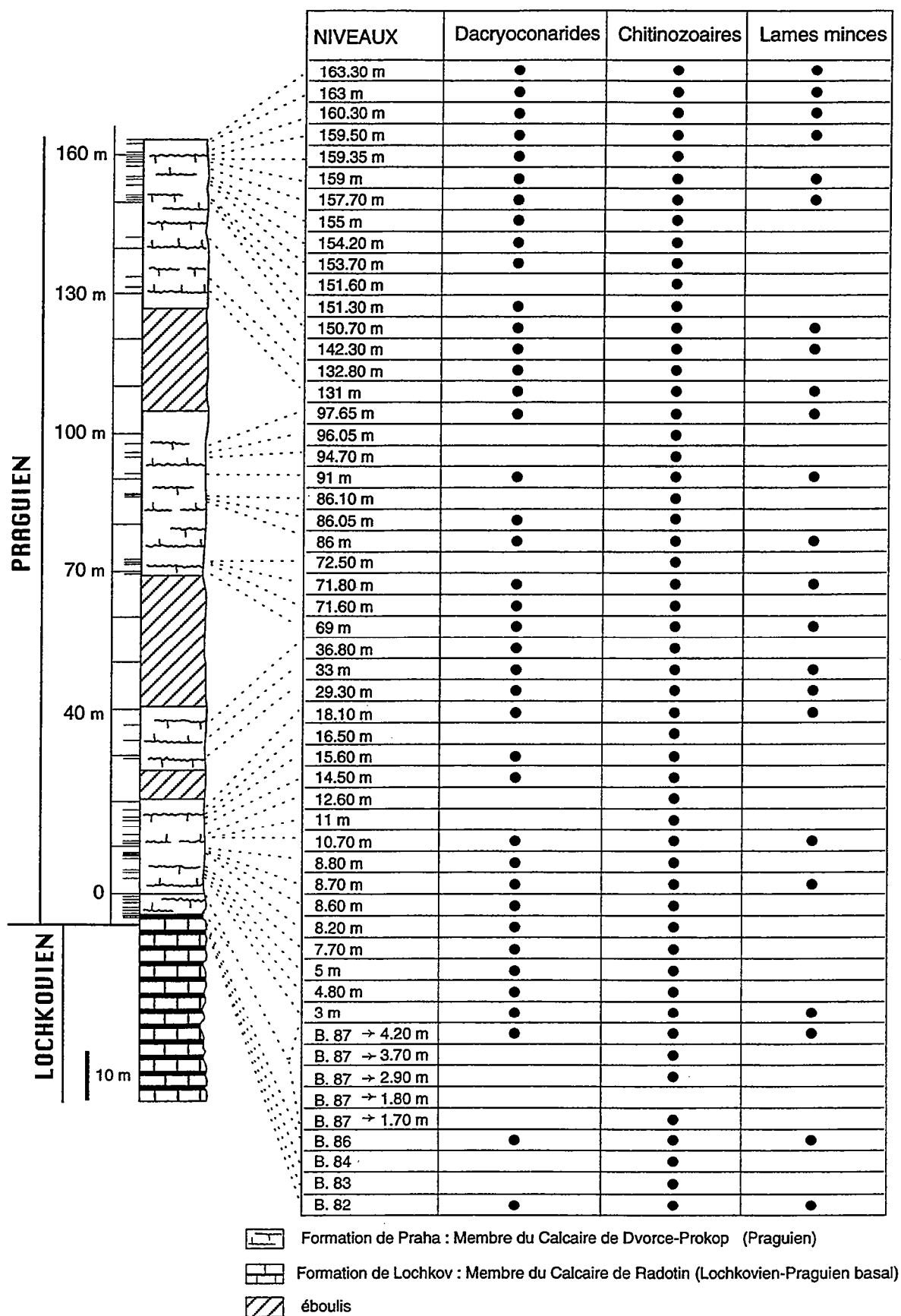


Fig. 12. - Coupe schématique de Cerná rokle avec les niveaux d'échantillonnage indiqués en mètres à partir du banc 87. Les points noirs correspondent aux niveaux traités pour les Dacryoconarides et les Chitinozoaires, ainsi que pour les microfaciès observés en lame mince.

dans les vingt premiers mètres. Le nombre d'échantillons est plus réduit dans la partie centrale de la coupe entre 69 et 97,65 m, mais ceci est largement compensé par la taille des assemblages, supérieure à celle des autres niveaux.

Le biais lié à l'échantillonnage peut avoir des effets importants dans la délimitation de l'extension des taxons et dans l'interprétation des processus évolutifs. Diverses méthodes ont été proposées pour une évaluation statistique de l'échantillonnage sur la distribution des espèces (Lasker, 1978; Koch, 1987; Springer, 1990; Marshall, 1994). A partir de la présence d'une espèce dans les niveaux traités, on peut ainsi évaluer la probabilité de retrouver cette espèce dans une autre localité ou dans un autre niveau. Une telle méthode peut être appliquée en connaissant le nombre des espèces présentes dans les assemblages échantillonnés.

#### *Faune associée*

La préparation des échantillons de roche au laboratoire a révélé la présence d'une faune, constituée par des Trilobites, des Bivalves, des Brachiopodes et des spicules de Spongiaires. Les macrofossiles sont généralement peu abondants, à l'exception du niveau 15,60 m où les Trilobites, les Bivalves et les Brachiopodes sont nombreux.

La présence de spicules de Spongiaires a été révélée par l'observation des microfaciès en lame mince et des résidus obtenus après les attaques à l'acide acétique ou à l'acide formique. Les spicules, en lame mince, apparaissent le plus souvent sous forme monaxone, plus rarement triaxone (Pl. 7, Fig. 2, 6). La distribution de ces microfossiles s'étend probablement tout le long de la coupe, puisque ils sont clairement observés à la base et dans la partie supérieure de la séquence.

De tous les taxons, les Dacryoconarides constituent la faune la plus abondante des calcaires du Praguien, ce qui permet d'envisager qu'ils étaient également le plus nombreux dans le paléoenvironnement marin.

#### *Étude palynologique*

Afin de mieux caractériser l'association faunique des calcaires et des quelques intercalations argileuses du Praguien de la coupe de Cerná rokle, une analyse palynologique a été réalisée par F. Paris (préparation des échantillons : D. Bernard). Les résultats de cette étude sont utilisés ici comme indicateurs de la présence de palynomorphes et donc de la possibilité de fossilisation de matière organique (degré d'anoxie) et de dépôt de particules légères (hydrodynamisme du milieu de sédimentation).

Un premier résultat de cette analyse concerne le faible taux de matière organique totale présente dans les niveaux carbonatés (TOC < 1%). La matière organique amorphe y est pratiquement absente, alors que la matière organique figurée, représentée principalement par les Chitinozoaires, atteint des valeurs un peu plus importantes. L'abondance des Chitinozoaires des différents niveaux traités (Fig. 13) est comprise entre des valeurs moyennes (ex. 30 spécimens par gramme de roche) à faibles (ex. moins de 1 spécimen par gramme de roche) par rapport aux

autres gisements carbonatés de même âge. On remarquera en outre que les Chitinozoaires sont surtout présents dans les bancs carbonatés jusqu'à au niveau 30 m de la coupe, à l'exception de quatre niveaux situés plus haut dans la coupe où les abondances restent très faibles. Dans les niveaux argileux noirs, en revanche, l'abondance des Chitinozoaires atteint des valeurs considérables. Ainsi, à 86,05 m, cette abondance dépasse 100 spécimens par gramme de roche, alors que les deux niveaux carbonatés qui l'encadrent sont soit stérile (86 m) ou livrent une faune très peu nombreuse (86,10 m). La présence des Chitinozoaires dans les niveaux argileux indique une production ininterrompue au delà du niveau 30 m. Leur absence dans les dépôts carbonatés paraît donc plutôt liée à des facteurs paléoenvironnementaux qu'à une réduction de leur production dans la colonne d'eau.

### *Caractères sédimentologiques*

La séquence praguienne de Cerná rokle est constituée par une alternance de bancs de calcaires pélagiques et de niveaux argilo-carbonatés, plus réduits. Les processus diagénétiques précoces sont différents dans ces deux lithologies; la lithification des calcaires est contrôlée par des phénomènes de dissolution-reprécipitation, alors que les sédiments argileux sont lithifiés par compactage lors du départ de l'eau interstitielle.

L'observation macroscopique des bancs carbonatés montre tout un ensemble de caractères : une texture fine, des limites entre les bancs souvent ondulées, une structure plus ou moins nodulaire, des bioturbations et une couleur passant du gris foncé (Calcaire de Radotín) à un gris de plus en plus clair le long de la coupe (Calcaire de Dvorce-Prokop). La structure nodulaire des calcaires est interprétée comme le résultat conjoint de la dissolution-reprécipitation avec un compactage progressif (Jenkyns, 1974). La structure nodulaire et les bioturbations (*Chondrites*) sont présentes, en particulier, dans les premiers 40 mètres de la coupe. L'association de ces deux caractères est considérée comme représentative d'un milieu à taux de sédimentation faible, qui permettait aux organismes constituant l'endofaune d'effacer les structures sédimentaires (Tucker et Wright, 1990).

Une analyse de microfaciès a été effectuée sur 23 niveaux (Fig. 12). Pour chacun de ces échantillons, deux lames minces pétrographiques, orientées perpendiculairement et parallèlement à la stratification, ont été réalisées. Les niveaux ont été choisis en fonction de leurs caractères macroscopiques et avec le souci de bien couvrir l'ensemble de la coupe. Une première étude a été faite sur les lames minces pour vérifier le type de carbonate constituant la roche : carbonate de calcium et/ou de magnésium. Les résultats de cette analyse excluent la présence d'une composante dolomitique, confirmant ainsi la nature totalement calcaire des niveaux examinés. Ce contrôle a été effectué en utilisant la méthode d'attaque différentielle des carbonates par une solution faiblement acide (Alizarine monosulfurée et ferricyanure), qui colore les calcaires en rouge et les dolomies en blanc (Dickson, 1965).

La composition minéralogique des différents niveaux montre une certaine uniformité. Il s'agit d'un calcaire micritique, constitué surtout par des clastes de nature biogénique sans

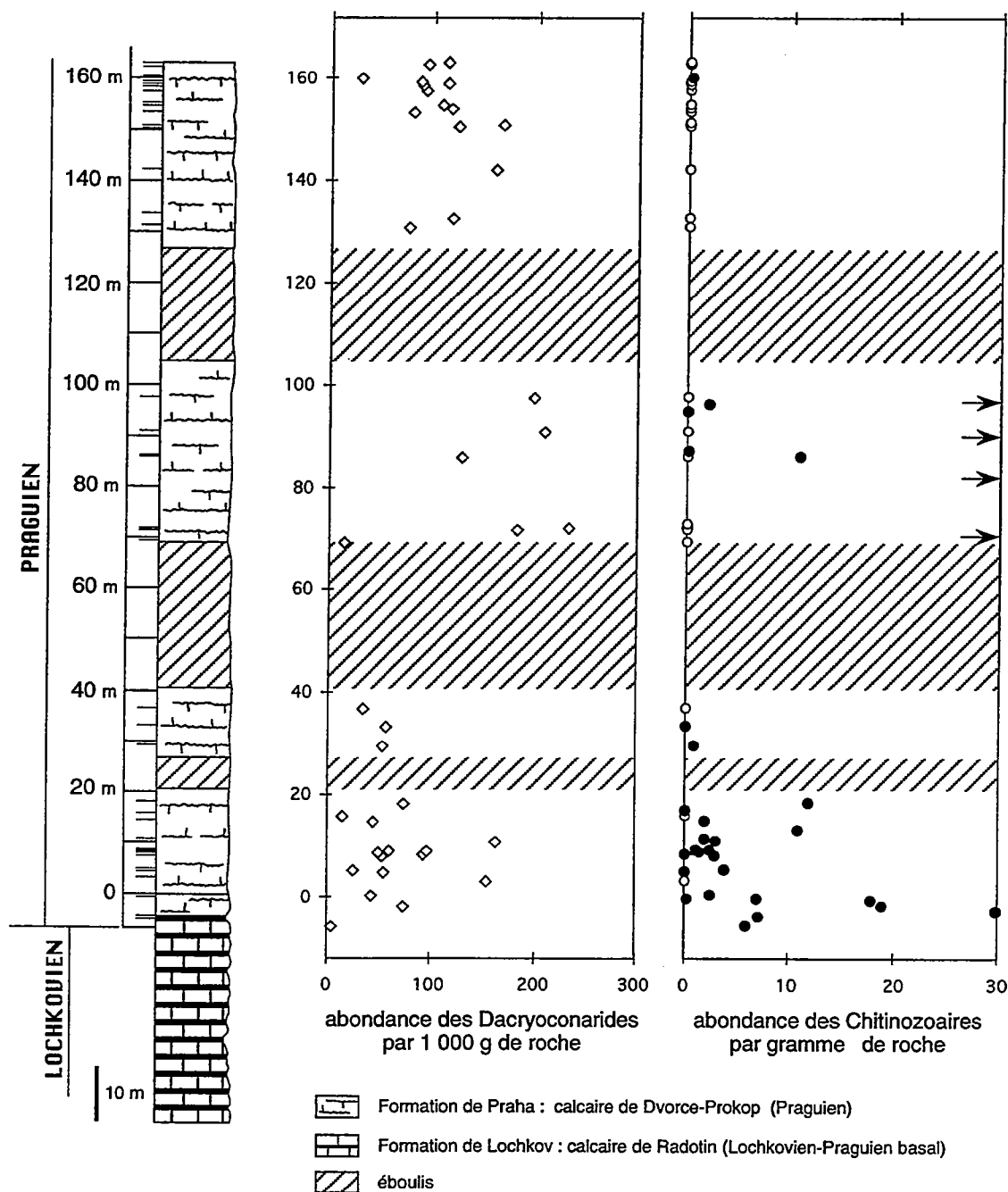


Fig. 13. - Coupe schématique de Cerná rokle et abondance des Dacryoconarides et des Chitinozoaires dans les différents niveaux stratigraphiques. Pour les Chitinozoaires (graphe de droite), les cercles blancs indiquent des niveaux échantillonnés, mais stériles, tandis que les flèches font référence à des échantillons prélevés dans des niveaux argileux et où l'abondance est supérieure à 100 spécimens par gramme de roche.

aucune présence de matériel terrigène. La taille des bioclastes est très variable, allant de sections identifiables de fossiles (Dacryoconarides, Trilobites, Bivalves, Brachiopodes, spicules des Spongiaires) jusqu'à des fragments trop petits pour être identifiés. Les microfaciès, illustrés dans les planches 7 et 8, concernent seulement les coupes perpendiculaires à la stratification. Les fossiles, en particulier les Dacryoconarides, montrent une très grande variabilité dans l'orientation de leurs sections, indiquant toute absence d'agencement mécanique. Ceci confirme les premières impressions obtenues par une simple observation de la roche.

Dans la littérature, les faciès caractérisés par des calcaires pélagiques alternant avec des niveaux argilo-carbonatés sont interprétés comme typiques d'une sédimentation de la partie externe de la plate-forme (Tucker et Wright, 1990). Le dépôt des faciès carbonatés pélagiques est contrôlé par de nombreux facteurs dont beaucoup restent impossibles à préciser dans les séquences anciennes : taux de sédimentation et de subsidence, zone photique et profondeur de la ZCC, productivité organique, circulation de l'eau en profondeur, degré d'anoxie et topographie des fonds marins (Tucker et Wright, 1990). Les séquences constituées par des calcaires pélagiques sont plutôt rares dans le Paléozoïque gondwanien, les plus importantes étant représentées, au Dévonien et Carbonifère inférieur. Ces calcaires sont micritiques, comme ceux de la séquence à Cerná rokle, mais leur faune est principalement constituée par des Céphalopodes. Le milieu de dépôt des calcaires pélagiques anciens reste difficile à préciser, en particulier pour ce qui concerne les différents paramètres physico-chimiques (Tucker, 1973; Tucker et Kendall, 1973; Tucker et Wright, 1990).

### 3. Coupe de Velká Chuchle

La coupe de Velká Chuchle, renfermant le Stratotype Global de Point de la base du Praguien (Chlupác et Oliver, 1989), présente une séquence praguienne moins complète que celle exposée à Cerná rokle. La sédimentation des 150 premiers centimètres du Praguien montre une prédominance du caractère biodétritique (Chlupác *et al.*, 1985). Ce faciès est surmonté par le calcaire micritique de Dvorce-Prokop. Le choix de cette coupe pour l'échantillonnage des Dacryoconarides est principalement lié au fait qu'elle constitue la référence internationale pour la base du Praguien. En revanche, cette coupe ne réunit pas l'ensemble de critères requis pour l'analyse des processus de spéciation : la séquence est plus réduite; la faune des Dacryoconarides y est rare et plus incomplète; l'influence du paléoenvironnement semble y jouer un plus grand rôle, du moins à l'extrême base du Praguien.

Les critères appliqués dans le choix des niveaux à échantillonner sur le terrain ont été les mêmes qu'à Cerná rokle. Une différence essentielle, la faible abondance des Dacryoconarides, a été toutefois notée à Velká Chuchle. Un échantillonnage dense (23 niveaux, environ 110 kg de roche) a été réalisé sur à peine 7 mètres de succession exposée (Fig. 14).

Les niveaux de la coupe de Velká Chuchle, moins favorables à une étude biométrique, n'ont été traités en laboratoire qu'après ceux de Cerná rokle. Le nombre des niveaux examinés

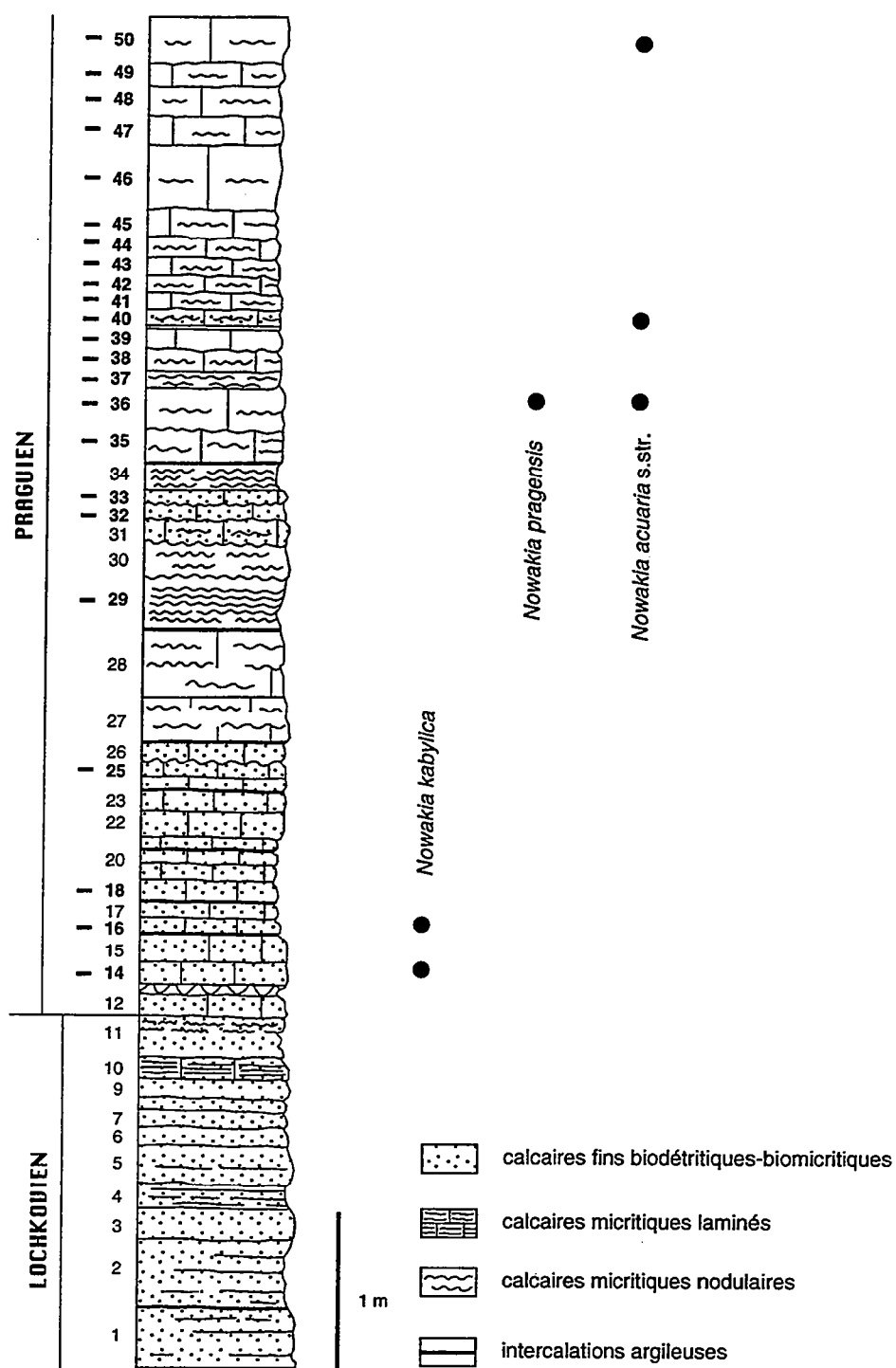


Fig. 14. - Coupe de Velká Chuchle. La position des niveaux échantillonnés est indiquée par des traits. La présence des espèces du genre *Nowakia* est indiquée par un cercle noir en correspondance avec chaque niveau stratigraphique.

a été limité à cinq (environ 6 Kg de roche). Les deux premiers niveaux se situent à la base du Praguien (b. 14 et b. 16), alors que les trois autres se placent dans la partie moyenne et supérieure de la coupe échantillonnée, mais toujours dans la partie inférieure du Praguien (Fig. 14). L'étude de ces niveaux s'est limitée à l'identification des spécimens de Dacryoconarides et à la réalisation de mesures morphologiques sur un nombre limité d'individus. Les comparaisons avec les résultats obtenus sur les Dacryoconarides de la coupe de Cerná rokle ont permis de vérifier la validité des critères d'identification appliqués à ce matériel (Fig. 14).

L'échantillonnage à Velká Chuchle concerne un intervalle de temps limité, mais toutefois suffisant pour permettre d'enregistrer l'apparition de plusieurs espèces de Dacryoconarides.

#### **4. Taphonomie**

Les deux coupes échantillonnées à Cerná rokle et à Velká Chuchle montrent une préservation assez similaire des Dacryoconarides. Les observations qui suivent portent pour l'essentiel sur la coupe de Cerná rokle, où un plus grand nombre d'assemblages a été étudié et où les abondances absolues des différentes espèces des Dacryoconarides ont pu être définies (voir Chap. VIII).

##### *Signification des associations fossiles*

Une des premières interrogations du paléontologue concerne la qualité de l'enregistrement fossile, dans le temps et dans l'espace. En effet, un nombre limité de taxons pourvus de test peut être fossilisé pendant le Phanérozoïque (Valentine, 1989). Deux principaux types de facteurs, biotiques et abiotiques, influencent la qualité de l'enregistrement paléontologique. Les plus importants sont : la nature du test, le mode de vie de l'organisme ainsi que le milieu de dépôt et l'âge du dépôt fossile. En ce qui concerne ce dernier point, il a été montré que, plus les associations sont récentes, plus elles sont complètes (Raup, 1979). La signification d'une association fossile peut être évaluée à trois niveaux différents (McKinney, 1991) : 1) le pourcentage des différents stades ontogénétiques fossilisés d'une espèce; 2) le pourcentage du taxon le mieux représenté; 3) le pourcentage des espèces composant l'écosystème. L'estimation de chacune de ces valeurs peut préciser la représentativité de l'association fossile.

La qualité des données paléontologiques est liée en partie à l'enregistrement sédimentaire, pour lequel des quantifications ont été proposées sur la base des taux de sédimentation, compte tenu de la compaction (Sadler, 1981; Schindel, 1982). Les résultats obtenus n'ont qu'une signification partielle en raison de leur caractère moyen et de l'impossibilité d'atteindre un niveau de résolution comparable à ce que l'on obtient sur des populations d'organismes vivants (McKinney, 1991). L'information est quand même très intéressante pour certains processus paléontologiques, comme la spéciation ou la durée des espèces, qui intéressent un intervalle de temps de l'ordre, voire nettement supérieur à 10 000 ans (Allmon, 1989).

L'information livrée par les assemblages fossiles est doublement limitée, puisque de tous les organismes qui ont existé n'ont pas tous été préservés et que tous les individus préservés

n'ont pas été échantillonnés. Malgré tous les facteurs restreignant la qualité de l'information fournie par une association fossile, la quantification de l'abondance des constituants d'un assemblage fossilisé donne une estimation importante, même si elle demeure partielle, sur la population originelle et sur sa dynamique au cours du temps. Le type d'organismes observés dans la présente étude (organismes planctoniques à test carbonaté), ainsi que le milieu de dépôt (plate-forme distale), fournissent un certain nombre de garanties sur la qualité des assemblages des Dacryoconarides examinés.

#### *Abondance et orientation des Dacryoconarides*

La faune des Dacryoconarides est abondante et toujours dispersée dans la masse des bancs carbonatés. Tout le long de la coupe de Cerná rokle, l'abondance absolue des Dacryoconarides varie de façon importante, passant de quelques individus à un maximum de plus de 200 individus pour 1 kg de roche. Les valeurs maximales sont surtout relevées dans la partie centrale de la coupe (Fig. 13). Les assemblages des Dacryoconarides sont le plus souvent pluri-spécifiques (Chap. VI, Fig. 114) avec un nombre maximal de six espèces coexistant dans un même niveau. Les variations d'abondance absolue et relative ont été évaluées jusqu'au niveau spécifique (Chap. VIII).

La distribution des Dacryoconarides dans le milieu marin était vraisemblablement contrôlée par les courants océaniques, compte tenu de leur mode de vie planctonique. Après leur mort, ces organismes ont pu flotter un certain temps, avant de se déposer sur le fond océanique. Un transport horizontal des Dacryoconarides est donc probablement associé à leur transit vertical dans la colonne d'eau. Cependant, leur fossilisation a dû être assez rapide, car aucune trace d'usure mécanique ou de corrosion chimique et biogénique n'a été relevée sur les spécimens observés.

La disposition des fossiles, en particulier des Dacryoconarides, au sein de la roche, ne présente aucune orientation préférentielle. Ce fait traduit une absence de tri mécanique par des courants sous marins. L'abondance et la disposition des Dacryoconarides au sein de la roche et dans les sections orientées sont très variables. On peut interpréter l'absence de niveaux d'accumulation, associée à une faune de Dacryoconarides abondante, par une sédimentation continue, avec un taux de dépôt moyen et régulier. La coquille des Dacryoconarides devait avoir un enfouissement assez rapide en raison de sa petite taille et de sa forme conique, favorisant son enfoncement dans la vase carbonatée molle. Une hypothèse intéressante a été avancée par Boucek (1964) concernant la sédimentation des Dacryoconarides sur le fond marin: cet auteur envisage une orientation de la coquille avec la partie apicale vers le haut, en raison des gaz produits par la décomposition de l'organisme. La putréfaction des parties molles, dans ce cas, devait s'effectuer près du fond, pour éviter le basculement de la coquille par dégazage.



### *Fossilisation et déformation des Dacryoconarides*

Dans les coupes de Cerná rokle et de Velká Chuchle, l'état de préservation des Dacryoconarides est excellent. Les caractères microstructuraux de la coquille ne paraissent pas avoir subi de modifications importantes pendant les processus diagénétiques, comme l'indiquent la conservation des fines lamelles de la coquille. On peut envisager une fossilisation avec une recristallisation du test ou un éventuel remplacement de la matière originelle, probablement de l'aragonite, par de la calcite.

Dans la partie moyenne de la coupe de Cerná rokle, entre 70 et 100 m, plusieurs spécimens de Dacryoconarides montrent une partie apicale foncée par rapport à la partie distale, beaucoup plus claire. Cette différence pourrait résulter d'un remplissage en deux temps de la coquille, avec une partie apicale à remplissage micritique synsédimentaire et une partie distale comblée plus tardivement par de la calcite sparitique.

Un nombre très réduit de Dacryoconarides, pas plus d'une vingtaine sur presque 3800 spécimens mesurés dans les bancs calcaires, montre un écrasement longitudinal de la coquille lié à la compaction du sédiment. L'angle apical et la largeur de la coquille ont alors des valeurs supérieures à celles des spécimens non déformés. Une telle déformation, bien illustrée par Boucek (1964), limite l'utilisation de ces spécimens dans une étude de biométrie.

Des cas de malformation existent également. Les plus fréquents concernent une disposition irrégulière de l'ornementation transversale, sans véritable difformité morphologique, comme l'indique Boucek (1964). Le nombre d'individus caractérisé par ces phénomènes tératologiques reste assez limité.

## **5. Procédures de dégagement**

Deux méthodes, l'une chimique et l'autre mécanique, ont été testées pour extraire des spécimens de Dacryoconarides de leur gangue rocheuse. Le but était d'obtenir des individus complets, possédant en particulier leur région apicale, afin d'effectuer des mesures sur les principaux caractères morphologiques.

### *Méthode chimique*

Les Dacryoconarides échantillonnés présentent une coquille de nature carbonatée, tout comme la roche encaissante. L'extraction chimique s'avère particulièrement délicate en raison de cette uniformité dans la composition. Un premier essai a été fait en utilisant l'acide formique, dilué à 10%, sur des fragments de roche de quelque cm<sup>3</sup>. Un comptage des individus visibles à la surface de la roche avait été effectué préalablement sous la loupe binoculaire. Le processus de dissolution d'une durée variant de 5 à 15 jours a libéré une vingtaine d'individus, le plus souvent fragmentés, à partir de 100 grammes de roche traitée (niveaux 18,10 m et 86,10 m de la coupe de Cerná rokle). Il s'agit d'individus à l'état de moule interne, où aucune trace de la coquille n'est visible. Les résidus ont livré ainsi de nombreux spicules de Spongiaires.

Une autre procédure a été utilisée en suivant le mode opératoire proposé par Lethiers et Crasquin-Soleau (1988) pour les Ostracodes. Les échantillons de roche, bien déshydratés, sont désagregés par l'acide acétique pur cristallisable, où ils sont immergés de 5 à 20 jours (niveaux 14,50 m, 33 m et 86 m de la coupe de Cerná rokle). Cette acétolyse s'effectue à une température comprise entre 60 et 80 °C. Les résidus ainsi obtenus contenaient de nombreux fragments de Dacryoconarides à l'état de moule interne. Les individus extraits sont souvent rendus fragiles par l'acide et l'observation au microscope à balayage révèle une certaine corrosion de leur surface. La préservation des individus, presque toujours incomplets, ne permet pas leur utilisation en biométrie.

Une évaluation de l'abondance des Dacryoconarides, livrés par extraction chimique, est délicate en raison de l'état fragmentaire des spécimens. Malgré la faible quantité de roche traitée, de l'ordre de quelque centaine des grammes, un nombre important des spécimens fragmentés est quand même obtenu.

#### *Méthode mécanique*

Au cours de l'échantillonnage sur le terrain, le débitage de la roche au marteau a révélé l'abondance de la faune de Dacryoconarides. Cette méthode simple a été privilégiée en raison des résultats décevants de l'extraction chimique. La procédure suivie en laboratoire pour obtenir les spécimens a donc été une fragmentation mécanique de la roche, au marteau, sur une enclume. Le bloc de roche à débiter est d'abord pesé. Le dégagement au marteau a toujours été précédé par une observation minutieuse de la surface de la roche à la loupe binoculaire, afin d'entourer au feutre les spécimens affleurant plus ou moins en surface. Les parties du bloc de roche contenant les individus étaient séparées au marteau ou à la scie électrique pour que ces derniers puissent par la suite être dégagés à l'aide d'une aiguille. Cette opération a été répétée jusqu'à obtenir le plus petit fragment de roche avec le maximum d'individus. 1100 grammes de roche, en moyenne, ont été débités dans chacun des 40 niveaux échantillonnés dans la coupe de Cerná rokle (minimum de 200 g à 4,80 m et maximum de 1900 g à 131 m). En raison de la dispersion des Dacryoconarides dans la roche, un volume important de matériel a dû être débité de façon à obtenir un nombre d'individus suffisant pour une analyse biométrique. Plusieurs tests ont été effectués pour évaluer l'incertitude liée à la procédure de dégagement. Pour un même poids de roche, le nombre d'individus extraits de différents blocs provenant du même niveau varie peu. La différence est en général inférieure à 5%.

Les spécimens repérés sur la roche sont rarement bien dégagés et la région apicale de la coquille se trouve le plus souvent enfouie dans le sédiment. La majorité des individus a dû être dégagée à l'aide d'une aiguille sous la loupe binoculaire. Le micro-marteau-piqueur n'a pu être utilisé en routine en raison de la petite taille des individus et de la fragilité de la partie apicale qui pouvait facilement partir en éclats.

## **CHAPITRE IV**

# **ANALYSE BIOMÉTRIQUE**



# A - MÉTHODES BIOMÉTRIQUES APPLIQUÉES AUX DACRYOCONARIDES

## 1. Généralités

La biométrie concerne le traitement statistique de caractères morphologiques mesurés quantitativement sur des organismes. De nombreuses publications portent sur l'utilisation des méthodes statistiques en paléontologie (Imbrie, 1956; Sokal et Rohlf, 1969; Reyment, 1980). L'application des méthodes biométriques est liée à la nécessité de décrire et de quantifier de façon plus objective des caractères taxinomiques. On distingue principalement deux types de caractères, définis par des variables continues ou discontinues. Le premier type est représenté par les caractères qui varient dans un certain intervalle, en pouvant prendre toutes les valeurs intermédiaires; un exemple simple est donné par les mesures de longueur dans une population d'individus appartenant à la même espèce. Le deuxième est un caractère discret, qui ne présente pas de valeurs intermédiaires possibles, comme le nombre d'épines, de sillons, etc. La mesure de ces caractères morphologiques devient significative en considérant une population d'individus. En biométrie, l'utilisation de populations représentatives de la variabilité morphologique d'un taxon, répond bien à la définition de l'espèce (Mayr *et al.*, 1953), basée sur l'interfécondité intraspécifique. La description d'une espèce en paléontologie n'est donc plus limitée aux caractéristiques de l'holotype, mais se trouve élargie à tous les individus de la population attribuée à l'espèce. L'holotype garde son rôle de référence dans la taxinomie et acquiert plus de valeur, comme type représentatif d'une population définie par des variables biométriques, s'il est choisi pour ses valeurs moyennes par rapport à l'ensemble de la population.

Chez certains groupes paléontologiques importants en biostratigraphie et dans les reconstitutions paléoenvironnementales (ex: Foraminifères, Ostracodes, Ammonites, Trilobites) une définition biométrique précise des morphologies est essentielle. La codification des variables quantifiées est très importante pour la comparaison des résultats obtenus par les auteurs différents.

Deux types de coquille peuvent être distingués : 1) à croissance finie; 2) à croissance accrétoire. La coquille des Dacryoconarides appartient au deuxième type, car elle conserve tous les stades ontogéniques de l'organisme à partir de la partie apicale. Une procédure d'identification au niveau spécifique, et reposant sur la biométrie, est proposée pour ce groupe, en particulier pour le genre *Nowakia*. Le protocole présenté reprend, avec des innovations, une partie des modalités de mesure utilisées par les auteurs antérieurs (Boucek, 1964; Lardeux, 1969; Alberti, 1970c et 1971; Ludvigsen, 1972; Lütke, 1974; Lukes, 1982a-b; Alberti, 1993).

## 2. Évaluation de la morphologie chez les Dacryoconarides dans les travaux antérieurs

Les principaux caractères utilisés dans la taxinomie du groupe des Dacryoconarides se rapportent principalement à la morphologie externe de la coquille (Fig. 1). La morphologie interne de cette dernière est parfois utilisée par quelques auteurs (Klishevich, 1977). L'essentiel des observations concerne la taille et la forme de la coquille, ainsi que les ornementsations transversale (anneaux) et longitudinale (costules). Ces caractères ont souvent été quantifiés à partir d'un nombre d'individus réduit et non précisé. La taille de la coquille est indiquée par les valeurs de la longueur et de la largeur dans la région distale de la coquille, alors que le profil général est défini par l'angle apical. Des mesures de longueur et largeur sont aussi faites sur la chambre initiale de la coquille. Dans la plupart des travaux, la coquille des Dacryoconarides est divisée en trois régions, proximale, médiane et distale, sans que les variations pouvant exister dans la taille des individus, en raison de stades de développement différents, soient prises en compte. L'ornementation transversale et longitudinale sont exprimées quantitativement dans l'une de ces trois régions : par exemple le nombre d'anneaux sur un millimètre ou sur une longueur égale au diamètre; le nombre de costules sur la demi-circonférence de la coquille ou, pour quelques auteurs, sur 0,2 mm de largeur. L'utilisation de ces mesures reste très délicate en raison de leur localisation vague ou ambiguë, en particulier lorsqu'il s'agit des régions médiane et distale de la coquille.

L'ensemble de ces mesures figure dans la description de l'espèce et, parfois, dans des tableaux de mesure. Quelques auteurs ont proposé des graphiques bivariés en utilisant principalement le nombre d'anneaux en fonction de la longueur de la coquille et le nombre de costules en fonction de la largeur distale (Boucek, 1964; Alberti, 1970c et 1971; Ludvigsen, 1972; Lütke, 1974; Sauerland, 1983). La mise en oeuvre de tels diagrammes est pourtant peu répandue, alors que plusieurs auteurs en soulignent l'extrême intérêt pour préciser la taxinomie des Dacryoconarides (Lardeux, 1969; Alberti, 1993).

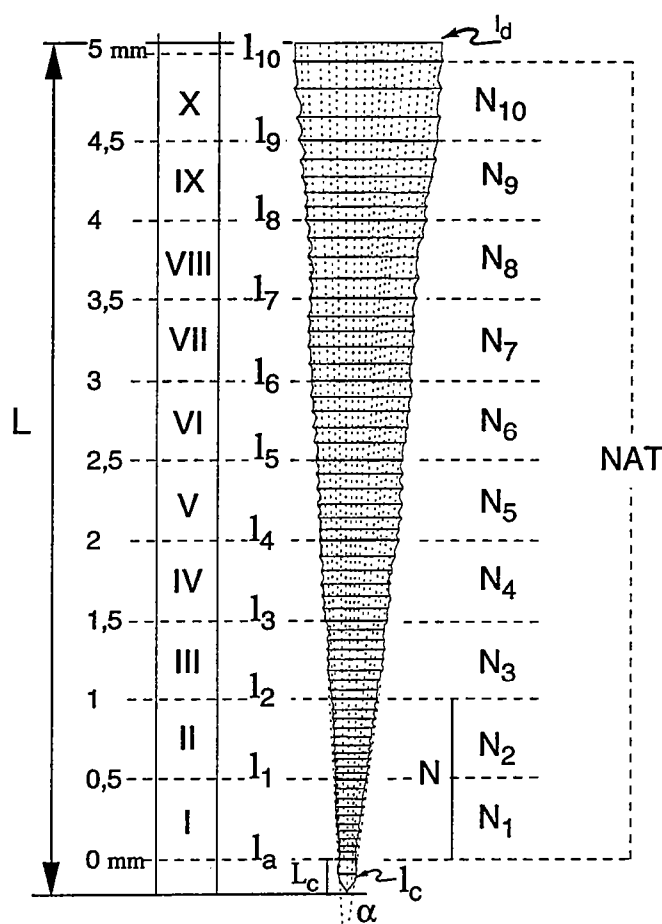
## 3. Protocole biométrique proposé

### *Variables biométriques considérées*

La démarche biométrique proposée ici pour les Dacryoconarides, et plus particulièrement pour le genre *Nowakia*, se différencie des applications antérieures par la précision de l'emplacement des mesures. Une grille de référence est superposée à la coquille, en ayant comme point de repère la crête du premier anneau au-dessus de la chambre initiale (Fig. 15). Les mesures de la largeur, du nombre d'anneaux et du nombre de costules, sont effectuées tous les 0,5 mm à partir de ce repère fixe. Un tel protocole permet de préciser l'emplacement exact de chaque mesure et peut être appliqué à des fins de comparaisons par les autres auteurs sur d'autre matériel. Cette démarche est beaucoup plus rigoureuse que la distinction assez arbitraire entre régions proximale, médiane et distale sur des individus souvent incomplets. Le principal

avantage réside dans la reproductibilité des mesures sur des individus appartenant à d'autres niveaux ou provenant de différentes localités.

Les caractères pris en compte (Fig. 15) portent exclusivement sur la morphologie externe des spécimens : taille de la coquille, dimensions de la chambre initiale, angle de croissance, densité de l'ornementation transversale et longitudinale. La mesure de la longueur totale ( $L$ ) et de la largeur distale ( $l_d$ ) définissent la taille du spécimen. Dans le cas d'une coquille à section circulaire, la largeur distale ( $l_d$ ) correspondrait au diamètre maximal de la coquille. La forme de la chambre initiale est caractérisée par sa longueur ( $L_c$ ) et sa largeur maximale ( $l_c$ ). L'angle de croissance ( $\alpha$ ), égal à l'angle d'évasement, est donné par les tangentes à la coquille dans les points indiqués par les largeurs  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ . L'évaluation de la croissance dans la région apicale de la coquille est faite sur la base des valeurs des largeurs  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$  du spécimen étudié.



### *Nowakia*

Fig. 15. - Schéma morphométrique de la coquille du genre *Nowakia* avec l'emplacement des mesures effectuées en mm :  $L$  = longueur maximale de la coquille,  $l_d$  = largeur maximale de la coquille,  $L_c$  = longueur de la chambre initiale,  $l_c$  = largeur maximale de la chambre initiale,  $\alpha$  = angle de croissance,  $l_a$  = largeur du premier anneau au-dessus de la chambre initiale,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ,  $l_4$  ... = largeurs de la coquille à des intervalles de 0,5 mm à partir du premier anneau,  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N_3$ ,  $N_4$  ... = nombre d'anneaux dans un intervalle de 0,5 mm,  $N$  = nombre d'anneaux dans les deux premiers intervalles de mesure ( $N_1 + N_2$ ),  $NAT$  = nombre total d'anneaux. Les largeurs de la coquille ( $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ,  $l_4$  ...), mesurées au niveau d'un anneau, sont indiquées par un trait plus épais.

Avec l'aimable autorisation de la Revue de Micropaléontologie

La comparaison entre les valeurs observées et celles indiquées dans des schémas de croissance théorique permettent d'évaluer l'angle  $\alpha$  (Fig. 16). Pour un spécimen de forme régulièrement conique, les schémas indiquent les valeurs prises par les largeurs  $l_1, l_2, l_3...$  en fonction d'une largeur  $l_a$  prédéfinie (Fig. 16). Plusieurs schémas ont été envisagés en changeant la valeur de l'angle ainsi que celle de  $l_a$  afin de caractériser la conicité des différents types morphologiques du genre *Nowakia*. Le nombre d'anneaux est mesuré dans des intervalles de 0,5 mm tout le long de la coquille ( $N_1, N_2, N_3, N_4...$ ); le nombre des anneaux dans le premier millimètre de mesure est indiqué par  $N$ , qui est la somme de  $N_1$  et  $N_2$ . Les costules de la coquille sont mesurées sur une largeur donnée, choisie égale à 0,05 mm.

#### *Applicabilité du protocole biométrique*

L'application du protocole biométrique retenu nécessite la présence de la chambre initiale de la coquille, qui sert de référentiel pour l'emplacement des mesures des différents caractères morphologiques. Ceci requiert une préservation excellente de la partie proximale des spécimens observés. En outre, le nombre possible de mesures dépend de la taille des individus, en particulier pour les largeurs et le nombre d'anneaux mesuré dans les différents intervalles (Fig. 15). Un des avantages de la méthode réside dans la possibilité d'utiliser les figurations antérieures pour comparaison, lorsque ces individus sont bien dégagés et disposés parallèlement à leur plan de symétrie.

Tous les caractères indiqués ont été mesurés de façon systématique sur près de 3000 individus de la coupe de Cerná rokle. Chaque spécimen de *Nowakia* est défini par les valeurs de  $L, l_d, NAT, L_c, l_c, l_a$ , les largeurs ( $l_1, l_2...$ ) et les nombres d'anneaux ( $N_1, N_2...$ ). Le nombre de mesures prises sur un individu varie entre 6 et 26; cette dernière valeur correspond à un spécimen d'une longueur totale de 5 mm, sans tenir compte de la présence d'éventuelles costules. L'ornementation longitudinale est rarement conservée sur toute la longueur de la coquille et le nombre de costules est mesuré, de ce fait, sur deux ou trois intervalles de mesure par individu. D'autres caractères morphologiques, comme le prolongement apical de la chambre initiale, sont parfois utilisés dans la littérature, mais le caractère exceptionnel de leur préservation exclut leur utilisation en routine. La distance interannulaire, égale à la distance entre deux crêtes d'anneaux successifs, ainsi que le nombre total des anneaux dans les deux premiers intervalles de mesure ( $N$ ) ont parfois été utilisés pour mieux caractériser la morphologie de la coquille.

#### *Hiérarchisation des caractères*

Dans les travaux antérieurs, la distinction des espèces au sein du genre *Nowakia* s'appuyait sur les données quantitatives et qualitatives des différents caractères morphologiques de la coquille. Ceux ci sont utilisés sans véritable hiérarchisation; les quelques graphiques publiés utilisent surtout le nombre d'anneaux et de costules en fonction de la longueur de la coquille (Boucek, 1964; Alberti, 1970c et 1971; Ludvigsen, 1972; Lütke, 1974; Sauerland,



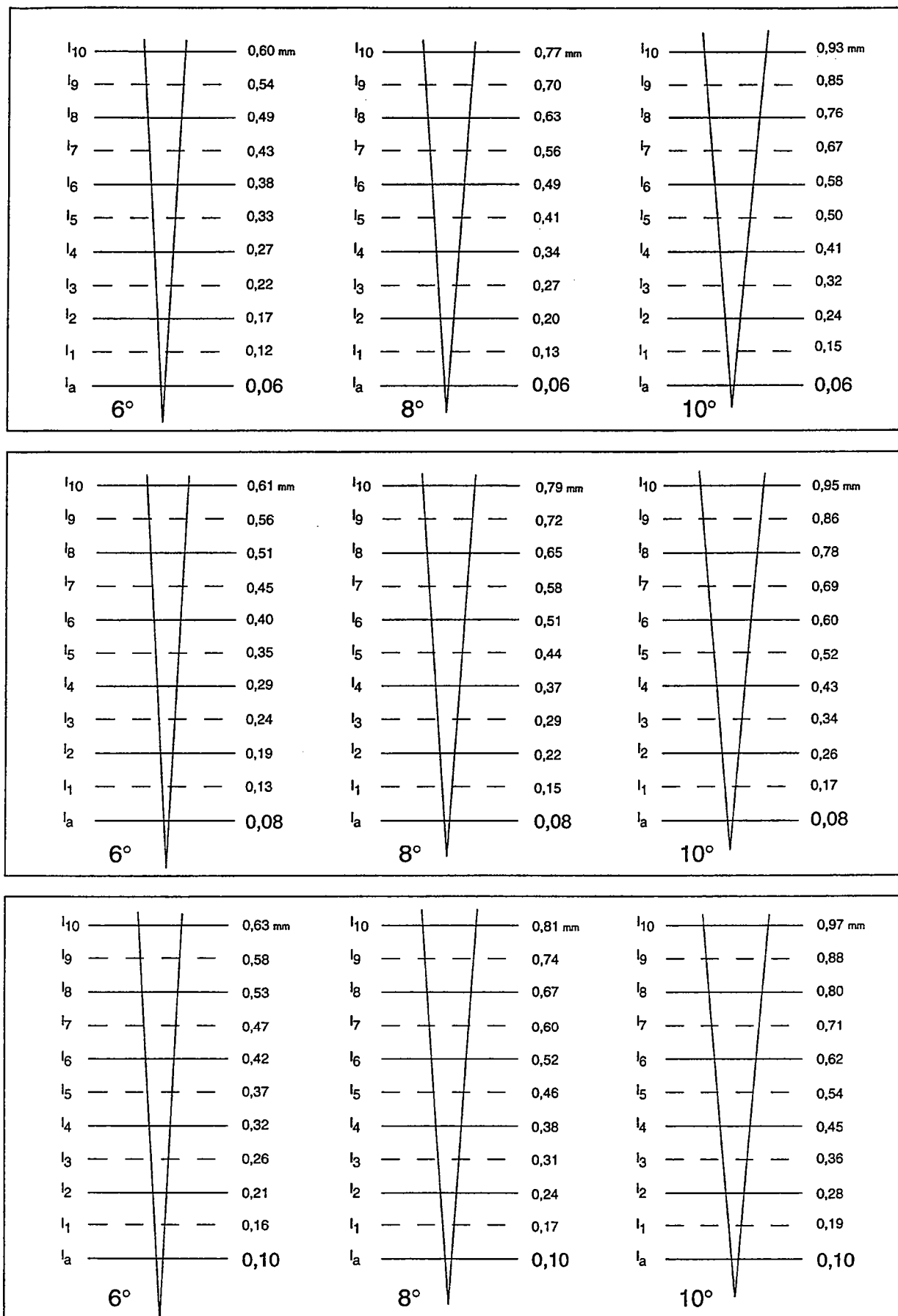


Fig. 16. - Évaluation des largeurs d'une coquille à forme conique à des intervalles de 0,5 mm à partir d'une largeur  $l_a$  fixée et pour un angle de croissance donné.

1983). La description des espèces repose sur la taille de la coquille (L et Id), sur la forme de la chambre initiale et sur le profil des anneaux. Le nombre d'anneaux et de costules est cependant quantifié dans les différentes régions de la coquille.

L'objectif proposé ici est de déterminer le nombre minimal de variables morphologiques qui suffit pour différencier les espèces du genre *Nowakia* présentes dans le matériel étudié.

#### *Mesures sur des populations*

Une des particularités de cette étude est de prendre en compte les variables morphologiques des assemblages d'individus, successivement pour chaque niveau échantillonné. Chaque assemblage de *Nowakia* mesuré fournit alors une information partielle, correspondant à un moment donné. Dans l'échantillonnage de la coupe de Cerná rokle, l'ensemble des assemblages analysés doit correspondre à un intervalle de temps suffisant pour enregistrer des processus de spéciation et permettre d'évaluer la durée des diverses espèces représentées.

Le terme d'assemblage a une signification générale, qui sous-entend parfois celui de population. En biologie, une population correspond à tous les individus d'une espèce présente dans une région à un moment donné. Ce même terme est utilisé en statistique pour désigner la totalité des observations relatives à des individus appartenant à une région d'échantillonnage spécifique, limitée dans le temps et l'espace (Sokal et Rohlf, 1969).

En paléontologie, l'assemblage des individus mesurés constitue un échantillon statistique de la population fossile locale, formée par tous les fossiles présents dans un volume de roche limité stratigraphiquement et géographiquement. L'assemblage d'individus est biaisé par les modalités de l'échantillonnage, déterminées principalement par les facteurs humains, alors que la population fossile locale est le résultat de processus naturels. Dans les deux cas, l'échantillon paléontologique mesuré est forcément biaisé. Une analyse statistique des données permet de mieux préciser la constitution des assemblages d'individus et leur signification.

#### *Validité du protocole biométrique pour les autres genres de Dacryoconarides*

Le modèle proposé a été testé sur les espèces du genre *Nowakia* au Dévonien inférieur, en particulier sur le "groupe *Nowakia acuaria*" du Praguien ainsi que sur quelques spécimens de *Nowakia richteri* de l'Emsien. Un tel schéma est applicable à de nombreuses espèces de *Nowakia* du Dévonien inférieur et à celles du Dévonien moyen et supérieur. Une étude biométrique sur toutes les espèces de *Nowakia* permettrait une meilleure reconstitution de l'évolution morphologique de ce genre et conduirait vraisemblablement à l'élaboration d'un arbre phylogénétique bien documenté.

Le point important du modèle biométrique utilisé pour le genre *Nowakia* réside dans la précision de l'emplacement des mesures effectuées. Une démarche similaire peut être appliquée aux différents genres de Dacryoconarides. De cette façon, des schémas biométriques ont été

proposés pour les deux autres ordres de la Classe Tentaculitoidea : les Homocténides (Gessa *et al.*, 1994a) et les Tentaculitides (Gessa *et al.*, 1994b).

#### 4. Modalités de mesure

##### *Quantification de l'abondance*

La comparaison entre les assemblages de Dacryoconarides, échantillonnés le long de la coupe de Cerná rokle, nécessite une quantification de leur richesse. Seuls les spécimens pourvus de leur région apicale ont été comptés afin d'éviter une surestimation de l'abondance, en considérant plusieurs fragments d'un même individu. Les valeurs ainsi obtenues ne représentent cependant pas la grandeur réelle des populations. Il s'agit plutôt d'une estimation qui rend compte assez fidèlement des variations d'abondance entre les divers assemblages de Dacryoconarides analysés, mais reste nettement inférieure à leur abondance absolue réelle. Cette abondance, exprimée en nombre de spécimens pour 1000 g de roche, ne prend en compte que les seuls spécimens pourvus de leur chambre initiale, repérés dans l'échantillon débité. Ces comptages ont révélé d'importantes variations de l'abondance des Dacryoconarides dans les différents niveaux étudiés (Fig. 13), mais aussi dans l'abondance relative des genres et espèces au sein d'un même échantillon (Annexe, Tabl. 6). L'épaisseur des bancs carbonatés ne paraît pas avoir d'influence directe sur l'abondance des Dacryoconarides. Ainsi, les prélèvements réalisés à 8,70 m, 18,10 m et 71,80 m dans la coupe de Cerná rokle, pourtant d'épaisseur similaire (compris entre 4 et 5 cm), présentent des différences significatives dans le nombre d'individus répertoriés pour 1000 g de roche. Des variations d'abondance existent également entre les assemblages des échantillons recueillis à 29,30 et à 86 m (épaisseur entre 5 et 6 cm) et dans les bancs b. 82 et b. 86, épais d'environ 8 cm.

L'estimation de l'abondance des Dacryoconarides par rapport au poids de sédiment nous paraît justifiée en raison de leur petite taille et leur dispersion aléatoire au sein de la roche. Une telle procédure est commune dans les études palynologiques. Quelques auteurs, toutefois, proposent une estimation de l'abondance des fossiles par unité de volume. Ceci a par exemple été réalisé pour des Echinodermes (McKinney, 1986). Dans ce cas, la définition de l'abondance en fonction du volume s'explique par des variations importantes dans la taille des espèces d'Echinodermes, qui ont des dimensions jusqu'à six fois supérieures à celles des Dacryoconarides.

##### *Mesures des caractères morphologiques*

Deux qualités caractérisent une mesure : exactitude et précision. Ces deux termes, souvent considérés comme synonymes, sont bien distincts en statistique (Sokal et Rohlf, 1969). L'exactitude est la proximité d'une valeur mesurée à sa vraie valeur, alors que la précision est la proximité de mesures répétées à la même valeur. L'exactitude des mesures est largement liée au mode opératoire. Par exemple, un appareil sensible et mal calibré fournit une mesure précise mais inexacte.

Toutes les mesures morphologiques indiquées dans le schéma de la Fig. 15 ont été faites au micromètre oculaire à l'aide d'une loupe binoculaire (WILD) au grossissement X 100. Seule la longueur de la coquille a été mesurée à un grossissement plus faible (X 50 et, parfois, X 25) en raison de différences de taille. Le micromètre oculaire a été calibré aux différents grossissements avec un micromètre objectif gradué tous les 0,01 mm. La précision maximale des mesures au grossissement X 100 est donc de l'ordre de 10 microns. L'épaisseur de la coquille, comprise entre 6 et 10  $\mu$ , a été incluse dans les mesures de largeur pour les spécimens à l'état de moule interne et externe. Le profil du test est visible, dans ce cas, entre la paroi externe et la roche encaissante. L'épaisseur du test présente des variations tout au long de la coquille et parfois même entre les individus de la même espèce (Lardeux, 1969).

Le protocole appliqué dans la mesure des individus du genre *Nowakia* nécessite une attention soutenue et exige beaucoup de temps. Le temps nécessaire à la mesure d'une centaine de spécimens est évalué à 30 heures environ .

La mesure des variables comporte inévitablement des erreurs dues à l'opérateur et aux instruments de mesure. Afin d'évaluer ces erreurs de mesure, plusieurs tests ont été effectués à différentes reprises et sur un total de 50 individus, récoltés à différents niveaux dans la coupe.

Une quarantaine d'individus ont été mesurés deux fois au micromètre oculaire avec la même binoculaire WILD, à plusieurs semaines d'intervalle. Une partie des ces individus, environ la moitié, a d'autre part été mesurée au microscope à balayage à un grossissement donné, en appliquant une échelle graduée sur l'écran. Une autre série de mesures a été effectuée à partir des photos de spécimens, déjà mesurés au micromètre, à la loupe binoculaire.

La méthode utilisée pour comparer ces différences entre les mesures est celle des séries appariées. Le calcul de cette variation se base sur le rapport entre la moyenne et l'écart-type des différences de mesures. La formule est donnée par :  $\varepsilon = m/(s\sqrt{n})$ , où  $m$  correspond à la moyenne,  $s$  à l'écart-type et  $n$  au nombre de mesures faites. Si  $\varepsilon$  est inférieur à 1,96, les mesures ne sont pas significativement différentes avec une probabilité de 0,05; au contraire si  $\varepsilon$  est supérieur à 1,96, les mesures sont significativement différentes.

Lors des tests réalisés, les valeurs mesurées en suivant les modalités précédentes ne sont pas significativement différentes au seuil de confiance de 95%. En conséquence, la variabilité due aux erreurs de mesure est négligeable par rapport à celle relevant de différences de taille réelles entre les individus.

## B - PRINCIPES DES ANALYSES STATISTIQUES UTILISÉES

L'utilisation des méthodes statistiques devient de plus en plus courant dans les études paléontologiques, mais pas autant qu'il serait souhaitable. L'application insuffisante des statistiques à la paléontologie est principalement due à la difficulté initiale de l'approche mathématique et surtout au nombre réduit des échantillons fossiles généralement disponibles.

La mise en oeuvre et la signification des différentes analyses statistiques utilisées sont exposées sommairement ici, en renvoyant aux références pour les explications de type mathématique (ex. Imbrie, 1956; Sokal et Sneath, 1963; Sokal et Rohlf, 1969; Davis 1986; Jones, 1988; Brian, 1988). Différentes méthodes d'analyses statistiques ont été sélectionnées afin d'exploiter au mieux les données récoltées.

### 1. Analyse univariée

#### *Statistiques élémentaires*

Un assemblage de spécimens constitue un échantillon statistique de la population fossile locale (Imbrie, 1956). Chaque assemblage est constitué par un nombre (n) d'individus qui sont définis par les caractères mesurés suivant le schéma morphométrique de la Fig. 15. Toutes les variables mesurées sont caractérisées par les éléments statistiques suivants : maximum, minimum, moyenne, écart-type. D'autres mesures statistiques ont été calculées sur des sous-échantillons d'individus. La représentativité des paramètres statistiques est fonction du nombre d'observations, dans le cas présent, des individus constituant chaque échantillon.

L'expression mathématique de ces paramètres statistiques est indiquée dans la Fig. 17. Une mesure de dispersion des données autour de la moyenne ( $\bar{x}$ ) est donnée par l'écart-type (s), calculé sur un échantillon d'individus (n-1). Le plus souvent, cette valeur est exprimée par son carré (variance). Une valeur faible de l'écart-type est obtenue par des valeurs x proches de la moyenne, ainsi qu'en utilisant un grand nombre d'individus. Le coefficient de variation (V) permet de comparer les valeurs de l'écart-type d'échantillons similaires, afin d'établir laquelle des deux est la plus variable. L'avantage du coefficient de variation est donné par son indépendance des unités de mesure, puisqu'il est exprimé en pourcentage.

La détermination de ces paramètres statistiques sur un échantillon d'individus constitue une estimation des valeurs réelles de la population locale fossile. L'erreur standard de la moyenne ( $\sigma$ ) est une mesure de la représentativité de la moyenne de l'échantillon ( $\bar{x}$ ) en tant qu'estimation de la moyenne de la population. Plus la valeur de l'erreur standard est petite, plus l'estimation est bonne.

Les traitements univariés constituent un outil fondamental de connaissance des données, mais ils présentent le désavantage de nécessiter beaucoup de temps, en particulier pour des échantillons constitués par des nombreux individus. Les statistiques utilisées ici ont été effectuées à l'aide du logiciel (Excel 5 de Microsoft).

### *Distribution de fréquences : histogrammes*

La méthode la plus simple pour représenter le champ de variabilité d'un caractère morphologique est d'agencer les données en classes et, ensuite, de déterminer le nombre d'individus appartenant à chaque classe, c'est-à-dire de calculer la fréquence de la classe. Un histogramme est la représentation graphique d'une distribution de fréquences avec en abscisses les classes dans lesquelles le caractère est distribué et en ordonnées le nombre d'individus.

Une distribution de fréquences est dite normale (courbe de Gauss) lorsqu'elle présente une seule classe de fréquence maximale (courbe unimodale). Ceci signifie que l'échantillon d'individus est homogène pour le caractère considéré. La présence de deux classes de fréquence maximale (courbe bimodale) suggère que dans l'ensemble considéré existent deux groupes d'individus. En paléontologie, une courbe bimodale pourrait indiquer un dimorphisme entre individus d'un même échantillon, la présence de variante pour un caractère donné et, surtout, la présence de deux ou plusieurs espèces. Ce dernier cas peut être vérifié en augmentant le nombre d'individus et en analysant les relations entre les caractères morphologiques qui varient. Le plus souvent la forme de la courbe présente des asymétries ou des allures particulières. Les aspects théoriques des distributions de fréquences sont amplement développés dans les ouvrages de statistique (ex. Sokal et Rohlf, 1969; Davis, 1986).

## **2. Analyse bivariée**

### *Croissance relative de la coquille*

Les analyses bivariées permettent l'étude des modalités de croissance de la coquille, en montrant comment une variable (ex. la largeur de la coquille) se comporte par rapport à une autre variable (ex. la longueur de la coquille) au cours de l'ontogenèse. Le diagramme de dispersion est la représentation graphique de ces deux variables. Leur relation statistique est exprimée par le coefficient de corrélation ( $r$ ), ainsi que par l'équation de régression. La valeur du coefficient de corrélation indique le degré de corrélation entre les deux variables considérées : une valeur nulle correspond à l'absence de corrélation, alors qu'une valeur égale à 1 indique une corrélation parfaite.

La régression entre deux variables (indice de leur relation) est exprimée par une droite ou par une courbe qui intègrent au mieux les points du diagramme de dispersion. Dans un diagramme de dispersion où les variables représentent des caractères morphologiques affectés par le développement ontogénétique, une droite de régression indique une croissance isométrique (forme égale au cours de la croissance), alors qu'une courbe de régression exprime une croissance allométrique (changement de la forme au cours de la croissance). L'allométrie par une courbe est due au fait que, au cours de l'ontogenèse, les deux variables augmentent à des taux différents et que leur rapport change. La croissance isométrique est relativement rare.

nombre d'individus dans l'échantillon	$n$
variable	$x$
valeur maximale	$\max$
valeur minimale	$\min$
moyenne	$\bar{x} = \frac{\sum x}{n}$
écart-type	$s = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}}$
variance	$s^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}$
Coefficient de variation	$V = \frac{s}{\bar{x}} 100$
Erreur standard de la moyenne	$\sigma = \frac{s}{\sqrt{n}}$

Fig. 17. - Paramètres statistiques concernant l'analyse univariée.

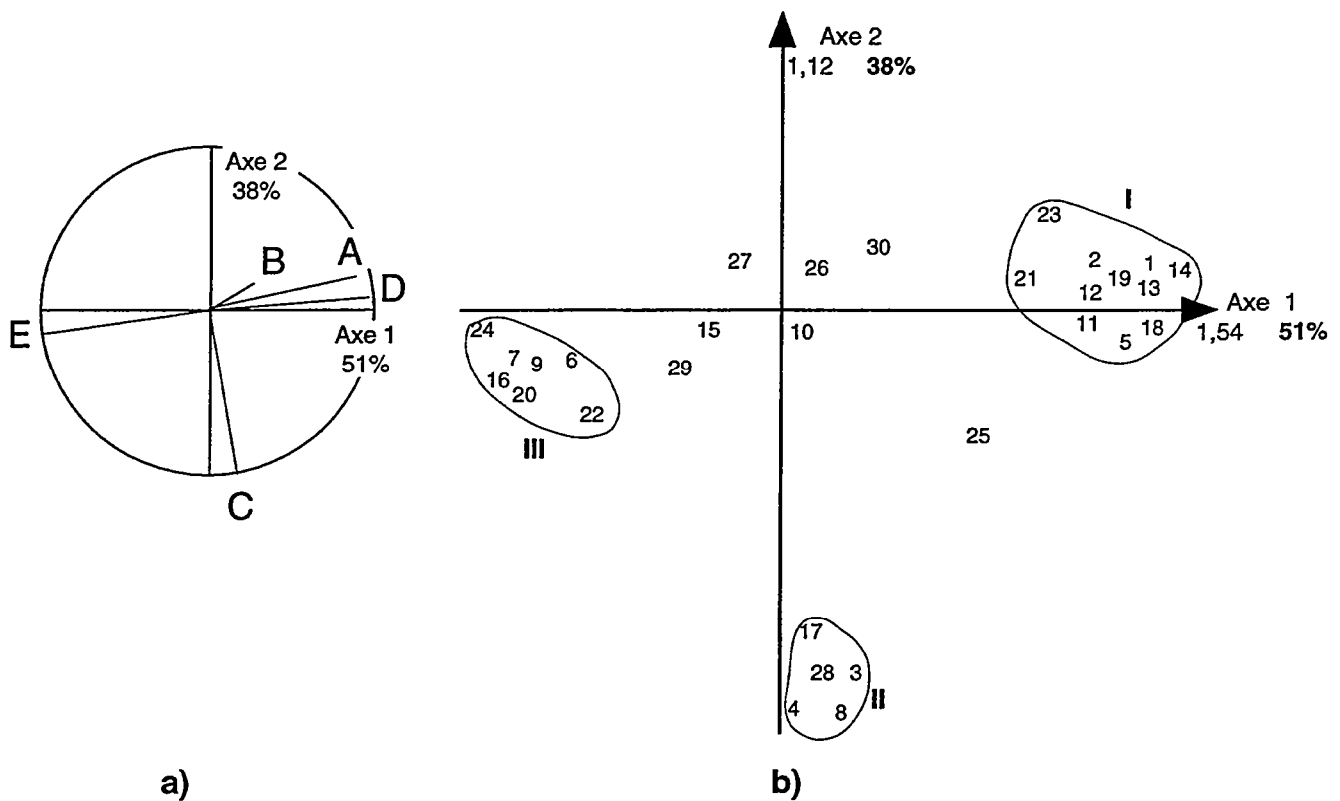


Fig. 18. - Représentation schématique d'une analyse factorielle : a) cercle des corrélations indiquant la projection des variables (de A à E) sur les axes factoriels 1 et 2; b) projection des individus (de 1 à 30) sur les axes factoriels 1 et 2. Les valeurs indiquées en proximité des axes expriment respectivement la valeur propre et l'inertie.

Les formules mathématiques du coefficient de corrélation, les différentes équations de régression, ainsi que des explications plus complètes sur la croissance isométrique et allométrique, sont contenues, par exemple, dans les articles de Imbrie (1956) et Jones (1988).

### **3. Analyse factorielle**

#### *Présentation*

L'analyse factorielle, largement développée depuis une vingtaine d'années, représente une des méthodes les plus efficaces de l'analyse de données. L'analyse factorielle permet une représentation géométrique des données, avec la transformation de "proximités statistiques" entre éléments en distances euclidiennes. Le principe de l'analyse factorielle se base sur la constitution de deux nuages de points qui représentent les lignes et les colonnes du tableau considéré. Le résultat est une représentation graphique dans un plan qui souligne les tendances ainsi que les regroupements et les oppositions des données, bien plus explicite qu'un tableau de nombres. Cette représentation plane des données constitue une image déformée et contractée du nuage de points dans l'espace. L'avantage de l'analyse factorielle, par rapport aux analyses univariées et bivariées, est de pouvoir considérer en même temps les individus (lignes) exprimés par toutes les variables (colonnes). Plusieurs méthodes existent en fonction des différents types de données et des tableaux de départ : l'analyse en composantes principales (ACP), l'analyse factorielle des correspondances (AFC), l'analyse des correspondances multiples (ACM), l'analyse factorielle discriminante (AFD). Le choix entre ces différentes méthodes dépend des objectifs fixés et de la façon dont les données ont été acquises. L'interprétation des résultats d'une analyse nécessite une bonne connaissance de la problématique posée ainsi que des méthodes statistiques employées. Les principes des différentes analyses factorielles sont expliqués de façon plus exhaustive dans plusieurs publications (ex. Benzecri, 1973; Romeder, 1973; Fenelon, 1982; Escofier et Pagès, 1990). Toutes ces méthodes ont été très largement diffusées par l'emploi de programmes sur ordinateur qui permettent une grande rapidité de calcul et une simplicité d'utilisation.

#### *Éléments généraux d'une analyse factorielle*

Le point de départ d'une analyse factorielle est constitué par un tableau de données qui possède une spécificité propre pour chacune des méthodes indiquées ci-dessus. Le cas de base est représenté par un tableau de données où les lignes représentent les individus et les colonnes les variables; chaque individu est donc caractérisé par une valeur précise pour une variable donnée. La première transformation du tableau de départ permet de définir les axes factoriels orthogonaux où les individus et les variables vont être représentés. A l'issue de l'étude, un certain nombre de paramètres sont disponibles : valeur propre, inertie, qualité de représentation, liaison entre variables et ressemblance entre individus. Une définition intuitive est donnée pour chacun de ces paramètres. 1) La valeur propre associée à un axe est égale à l'inertie du nuage projeté sur cet axe (Fig. 18). On peut donc calculer le pourcentage d'inertie expliqué par l'axe



ou encore la part de toute l'information "visible" sur chaque axe; 2) L'inertie d'un individu  $i$  de poids  $p$  par rapport à un point  $O$  est, par définition, le produit du poids  $p$  par le carré de la distance entre  $i$  et  $O$ . Cette définition d'inertie d'un individu correspond exactement à la notion statistique de variance, lorsque  $O$  est le centre de gravité (voir analyse univariée). L'inertie d'un nuage de points est la somme des inerties des points du nuage. Dans l'exemple de la Fig. 18, les deux premiers axes expliquent la quasi totalité de l'inertie du nuage avec 89% de la variance totale. Un point important est le nombre d'axes factoriels qui sont retenus dans l'analyse, en sachant que les valeurs propres exprimées par les axes diminuent du premier jusqu'au dernier axe. Un compromis est nécessaire entre le maximum d'information et la réduction de la dimension des données; 3) Le poids d'un individu est généralement égal à 1 dans toutes les analyses factorielles, mais il est possible de leur attribuer des poids différents pour modifier l'influence de certains individus; 4) La qualité de représentation d'un élément (variable, individu ou groupe) par rapport à un axe est exprimée par le carré du cosinus de l'angle formé par les deux vecteurs joignant l'origine au point et à sa projection sur l'axe (Fig. 18). La qualité de représentation sera d'autant meilleure que la valeur du carré du cosinus est proche de 1. Dans la Fig. 18, la variable A est bien représentée sur l'axe 1, alors que la variable B l'est beaucoup moins puisque, bien qu'étant à la même distance de l'axe 1, elle forme avec cet axe un angle plus grand ( $\cos 0^\circ = 1$  et  $\cos 90^\circ = 0$ ). De façon analogue, l'individu 24 est bien représenté sur l'axe 1, à l'inverse le spécimen 10 est très mal projeté dans le plan factoriel 1-2. On peut donc conclure que les variables et les individus sont d'autant mieux représentés que leurs projections sont proches des extrémités des axes et éloignées de l'origine des axes factoriels. 5) La liaison entre deux variables exprime leur degré de corrélation : variables liées positivement entre elles ou négativement; dans ce dernier cas elles s'opposent. De façon analogue, on parle de ressemblance pour des individus qui possèdent des valeurs proches pour l'ensemble des variables.

En conclusion, la position d'un individu, identifiée par ses coordonnées sur les axes factoriels, est exprimée en fonction de la variable ou des variables qui le caractérisent. Dans la représentation factorielle de la Fig. 18, le groupe I d'individus est exprimé par les deux variables A et D, fortement liées entre elles, le groupe II par la seule variable C et le groupe III par la variable E, qui est opposée à la variable D.

Toutes les analyses factorielles prévoient la possibilité d'introduire des individus et des variables supplémentaires. Il s'agit de spécimens et de variables qui ne participent pas à la construction des axes factoriels, mais contribuent à leur interprétation en étant représentés graphiquement. Cette possibilité permet une grande liberté dans les traitements possibles.

L'interprétation d'une analyse factorielle nécessite une correspondance continue entre les résultats de l'analyse et les données de départ. Une présentation plus détaillée est faite de l'analyse en composantes principales et de l'analyse discriminante qui ont été choisies pour l'étude des assemblages de Dacryoconarides. Ces deux analyses factorielles ont en commun les paramètres définis précédemment, mais chacune présente une spécificité propre.

### *Analyse factorielle en Composantes Principales (ACP)*

L'analyse en composantes principales présente un caractère essentiellement descriptif en représentant graphiquement le maximum d'informations contenues dans un tableau de données. Le tableau de départ est constitué de lignes représentant les individus et de colonnes contenant les variables. Le choix des individus et des variables sélectionnés pour l'étude s'avère essentiel pour l'interprétation des résultats. La méthode de l'ACP offre deux importantes possibilités : 1) caractériser les relations entre les variables et 2) définir les ressemblances et dissemblances entre les individus. La première observation concerne le type de liens entre variables (corrélation positive ou négative) et permet de définir les variables les plus représentatives pour un ensemble d'individus. La seconde précise le type de lien entre individus : une proximité positive pour les individus qui se ressemblent et négative pour ceux qui diffèrent; la mise en évidence d'une typologie d'individus permet de définir des groupes homogènes d'individus. L'interprétation d'une analyse en composantes principales nécessite une observation complète de la structure des variables et de la répartition des individus (Philippeau, 1986).

L'analyse en composantes principales permet une bonne connaissance de l'ensemble des données avec une individualisation possible des groupes d'individus et des variables. En revanche, elle n'offre pas de critères suffisants pour les séparer véritablement. Il s'agit d'une première phase d'étude qui, le plus souvent, nécessite l'emploi d'autres méthodes statistiques plus adaptées aux objectifs prévus.

### *Analyse Discriminante*

L'analyse discriminante est une des analyses les plus puissantes en statistique et l'une des plus utilisées dans les Sciences de la Terre. L'approche de ce type d'analyse répond de façon très précise à la problématique de la classification en paléontologie. En effet, l'analyse discriminante permet de classer un individu dans une catégorie, en général qualitative, en fonction d'un certain nombre de critères quantitatifs mesurés sur cet individu. Le tableau de départ d'une analyse discriminante présente un assemblage hétérogène d'individus, répartis en plusieurs groupes définis a priori, et, pour chacun des individus, un ensemble des variables mesurées. Un des premiers objectifs est de vérifier que l'ensemble des valeurs des variables considérées permet une bonne discrimination entre les différents groupes; il s'agit donc de tester la valeur discriminante de ces variables et de définir lesquelles permettent une meilleure discrimination. Une autre finalité propre à ce type d'analyse consiste dans l'affectation d'un nouvel individu, caractérisé par un ensemble de variables, à l'un des groupes définis a priori; cette analyse aide à prendre une décision dans l'identification du groupe. Des informations plus précises sur les différents programmes de l'analyse discriminante sont contenues dans l'ouvrage de Romeder (1973).

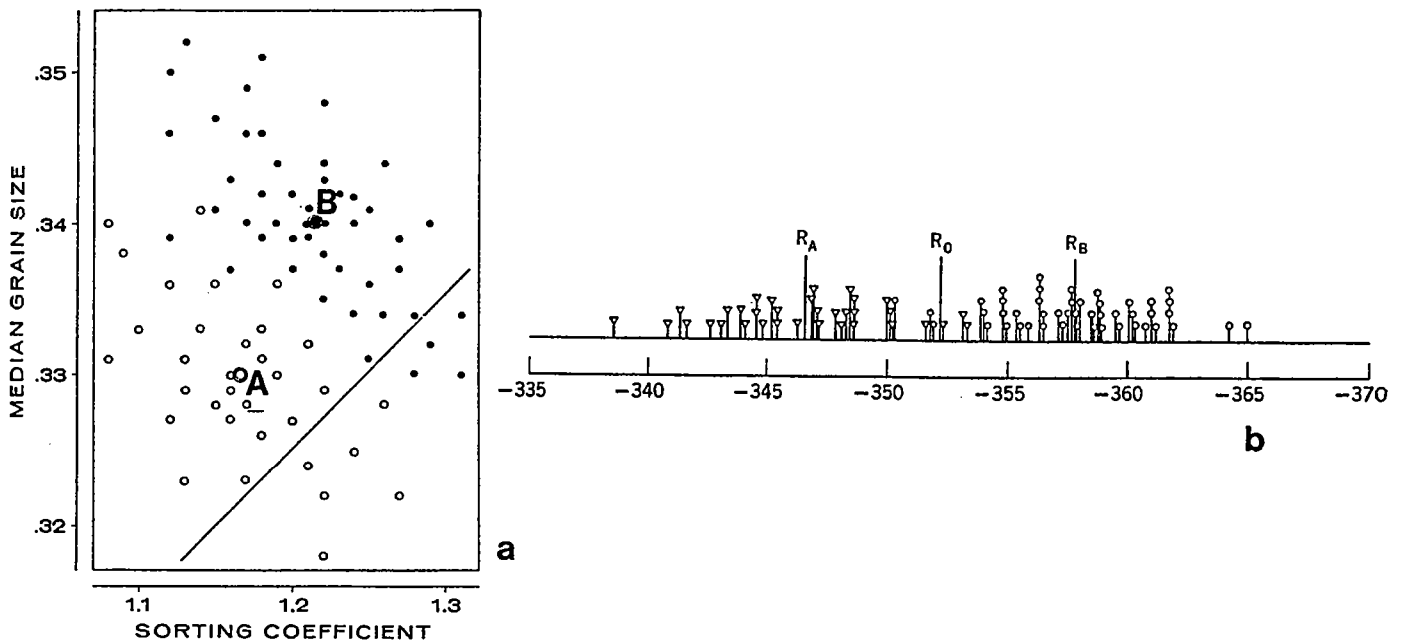


Fig. 19. - a) Diagramme de dispersion pour deux groupes de sables actuels (A en cercle blanc et B en cercle noir) : taille moyenne des grains par rapport au coefficient de tri; les symboles plus grands indiquent les moyennes des deux groupes. La ligne représente une fonction discriminante. b) Projection des points des deux groupes A et B sur la ligne de fonction discriminante montrée sur la Fig. 19a. Les points  $R_A$  et  $R_B$  sont les projections de la moyenne respectivement du groupe A et B;  $R_0$  est un indice discriminant. La distance entre  $R_A$  et  $R_B$  est égale à la distance de Mahalanobis  $D^2$ , (simplifié d'après Davis, 1986).

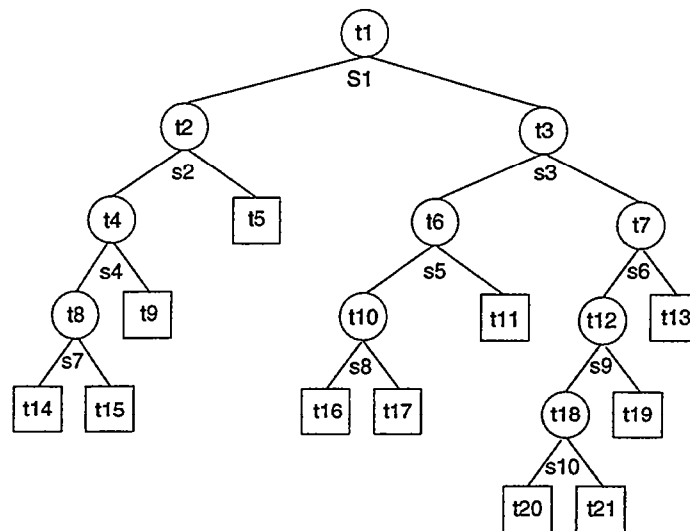


Fig. 20. - Exemple d'arbre de décision binaire :  $t$  = nœud,  $s$  = sous-ensemble. Les nœuds intermédiaires sont indiqués par un cercle, les nœuds terminaux sont indiqués par un carré (d'après Gueguen et Nakache, 1988).

### *Analyse factorielle discriminante avec le programme STATITCF (AFD)*

L'analyse discriminante du programme STATITCF offre une étude très complète, soit des variables, soit des individus, avec toute une série de statistiques visant à évaluer leur qualité de représentation (Tomassone, 1988). A partir d'un ensemble hétérogène d'individus, classés en groupes et sur lesquels un certain nombre des variables ont été mesurées, on veut tester la validité de ces groupes, définis a priori, homogènes et bien différenciés les uns des autres. Une série de procédures est suivie pour la transformation du tableau de départ qui permet une nouvelle représentation des variables et des individus sur les axes factoriels. La séparation entre les différents groupes est mesurée par la distance de Mahalanobis  $D^2$  et permet d'évaluer le pouvoir discriminant des variables. La distance de Mahalanobis entre deux groupes d'individus est montrée graphiquement par la distance entre les deux points  $R_A$  et  $R_B$ , projections des moyennes de deux groupes sur une ligne de fonction discriminante (Fig. 19). Il est clair que les deux groupes apparaissent d'autant plus différenciés que la distance entre les points  $R_A$  et  $R_B$  est grande, ces derniers étant représentatifs de la dispersion générale des points sur l'axe. Une explication formelle de la distance de Mahalanobis est présentée dans l'ouvrage de Romeder (1973). Un reclassement de tous les individus est opéré en calculant la distance de Mahalanobis entre chaque individu et le centre de gravité des groupes : l'individu est affecté au groupe le plus proche. Le pourcentage de "bien classés", indiqué par l'analyse, fournit une sous-estimation du taux de "mauvais classement"; en réalité la vraie possibilité de bon classement est plus faible. L'analyse discriminante sur STATITCF, comme toutes les autres analyses factorielles, prévoit la possibilité de considérer des individus supplémentaires, qui ne participent pas à la construction des plans factoriels, mais contribuent à leur interprétation. Dans l'étude des assemblages de Dacryoconarides, les individus supplémentaires choisis (ex. holotype de l'espèce) proviennent en général d'un niveau stratigraphique différent de ceux qui constituent les groupes; la projection de ces individus sur les mêmes plans factoriels permet de tester leur attribution à un des groupes définis ou de confirmer l'identification au niveau spécifique.

### *Analyse discriminante en arbre de décision avec le programme SPAD-S*

L'analyse discriminante en arbre de décision effectuée par le programme SPAD-S s'inspire des travaux de Breiman *et al.* (1984) et de Gueguen et Nakache (1988). Comme STATITCF, cette méthode sélectionne les variables les plus discriminantes, mais, en plus, établit une règle de décision ferme qui permet d'affecter un nouvel individu à un des groupes définis a priori. Le principe est basé sur la construction d'un arbre de décision binaire : l'échantillon d'individus est subdivisé en deux sous-ensembles qui se divisent successivement et toujours dichotomiquement. L'arbre de décision binaire (Fig. 20) illustre comment, grâce à une suite des divisions successives, les nœuds descendants ont un niveau de mélange inférieur à ceux du nœud précédent. Une telle procédure nécessite la définition d'un "critère de sélection de la meilleure division d'un nœud". Plusieurs paramètres sont associés à tout arbre de décision binaire T : une règle d'affectation  $RA(T)$ , un taux d'erreur apparent de classement (TEAC) et un

taux d'erreur théorique de classement (TETC). Le taux d'erreur apparent de classement (TEAC) représente la proportion des sujets mal classés dans l'ensemble des nœuds terminaux. L'originalité de la méthode est de séparer l'échantillon total d'individus en un échantillon de base (E.B.) et un échantillon test (E.T.) pour lesquels les critères appliqués sont différents. L'échantillon de base est utilisé pour construire l'arbre le plus grand possible  $T_{\max}$ , alors que l'échantillon test permet de sélectionner le sous-arbre de  $T_{\max}$  dont le TEAC est le plus petit possible, tout en conservant une estimation correcte du TETC. Une procédure d'élagage du grand arbre  $T_{\max}$  obtenu et l'utilisation d'un échantillon test permettent d'en extraire le "meilleur" sous-arbre, celui qui correspond à l'estimation la plus fiable du TETC.



## **CHAPITRE V**

### **ANALYSES STATISTIQUES DES ASSEMBLAGES DE *NOWAKIA***





L'utilisation de méthodes statistiques dans la présente étude des Dacryoconarides était indispensable en raison de l'abondance des données qui ont été obtenues sur près de 3000 spécimens de *Nowakia* en appliquant le protocole morphométrique défini précédemment (Fig. 15). Les caractères morphologiques traités en priorité dans les analyses statistiques concernent la morphologie de la coquille dans les premiers millimètres de la région apicale, ceci afin de pouvoir exploiter un plus grand nombre d'individus. Dans un premier temps, les traitements ont été réalisés pour chaque assemblage d'individus récoltés dans un même niveau de la coupe de Cerná rokle. La comparaison entre les différents assemblages constitue la première étape dans l'identification d'éventuelles variations au sein de la coupe. Un deuxième type d'observation porte sur l'évaluation de la variabilité morphologique à l'intérieur d'un assemblage d'individus. Les différentes analyses utilisées répondent à des questions précises concernant le "groupe *Nowakia acuaria*" du Praguien. Les objectifs recherchés dans l'application de méthodes statistiques sont: 1) différencier les spécimens sur des bases morphométriques, 2) caractériser le type de croissance de la coquille et 3) établir la valeur taxinomique des variations observées.

Les trois principaux types d'analyse statistique utilisés se distinguent par le nombre de caractères morphologiques qui peuvent être traités en même temps. Les analyses factorielles, qui favorisent une compréhension globale de la morphologie de la coquille, nécessitent toutefois une étude préliminaire des données à travers les analyses univariées et bivariées.

## A - ANALYSE UNIVARIÉE

L'échantillonnage d'assemblages d'individus tout le long d'une coupe permet de contrôler de possibles variations morphologiques au cours du temps. Les paragraphes suivants vont illustrer les modalités de la variabilité morphologique pour des spécimens du genre *Nowakia* recueillis dans la coupe de Cerná rokle.

### 1. Comparaison des assemblages au cours du temps

#### *Détermination des statistiques élémentaires*

Afin de caractériser chaque assemblage, les valeurs maximales, minimales ainsi que les moyennes et les écarts-type ont été calculés pour toutes les variables mesurées. Les valeurs concernant les variables des quatre premiers intervalles de mesure sont indiquées dans l'annexe (Tab. 1). La représentation graphique des moyennes et des écarts-types, en fonction de la position stratigraphique des assemblages mesurés, fournit une vision globale des variations morphologiques se produisant chez les divers représentants du genre *Nowakia* au cours du Praguien, à Cerná rokle.

Les caractères mesurés sur la chambre initiale varient de façon assez similaire au cours du temps, mais l'intervalle de variation de  $L_c$  est de 1,5 à 2 fois supérieur à celui de  $l_c$  et de  $l_a$

(Fig. 21). Les valeurs de ces variables augmentent régulièrement dans les 40 premiers mètres de la coupe pour retrouver ensuite des valeurs moyennes. Les derniers trois mètres de la coupe se distinguent par des valeurs de  $L_c$ ,  $l_c$  et  $l_a$  nettement supérieures aux précédentes. L'assemblage prélevé à 36,80 m se singularise par ses valeurs plus élevées que dans le reste de la première partie de la coupe.

L'évolution de la largeur de la coquille ( $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ,  $l_4$ ) montre une tendance assez semblable à celle des variables de la chambre apicale, avec une première phase d'augmentation suivie par une stabilisation avec des valeurs moyennes (Fig. 22). Comme les caractères  $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ , les variables  $l_1$  et  $l_2$  montrent une augmentation très importante dans les derniers mètres de la coupe.

En ce qui concerne les anneaux, leur nombre diminue d'abord dans les premiers niveaux analysés, puis augmente au cours du temps avec un maximum atteint entre 130 et 150 m. Cette tendance est plus marquée pour  $N_1$  et  $N_2$  que pour  $N_3$  et  $N_4$  (Fig. 23). Les deux derniers assemblages (163 et 163,30 m) ont des valeurs de  $N_1$  bien plus faibles. Des valeurs de  $N_1$  proches de ces derniers ont également été relevées dans les niveaux compris entre 8,20 m et 8,70 m. Tous les assemblages montrent une tendance à une réduction du nombre des anneaux de  $N_1$  à  $N_4$ .

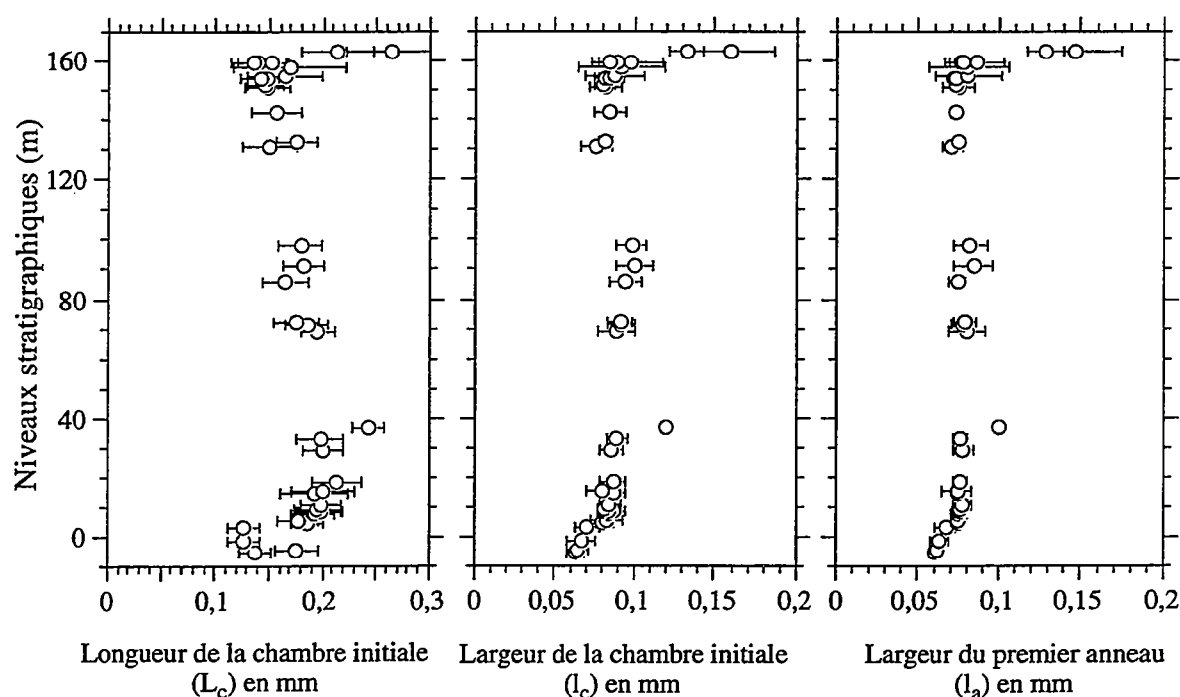


Fig. 21. - Variations au cours du temps des moyennes (cercles) et des écarts-type (barres) pour les dimensions de la chambre initiale. Une échelle différente a été utilisée en abscisses entre  $L_c$  et  $l_c$ - $l_a$ .

Les possibilités de comparaison entre les assemblages sont parfois limitées par la taille réduite des individus, facteur qui restreint le nombre de variables utilisables. Les caractères  $l_1$  et  $N_1$  ont été mesurés dans l'ensemble des 38 assemblages étudiés, alors que ceux de  $l_4$  et  $N_4$  n'ont été mesurés que dans 30 assemblages. On remarquera que la discussion des tendances porte surtout sur les moyennes, alors que l'écart-type indique parfois une dispersion importante autour ces moyennes.

### *Champs de variabilité morphologique : histogrammes*

La majorité des individus mesurés est définie par les caractères compris dans les deux premiers intervalles de la coquille (Fig. 15). En effet, pour évaluer précisément la variabilité morphologique chez un maximum de spécimens, on a uniquement pris en compte la distribution des fréquences pour les seules variables mesurées dans la région apicale de la coquille ( $L_c$  et  $l_c$  pour la taille de la chambre initiale,  $l_1$  et  $l_2$  pour la largeur de la coquille,  $N_1$  et  $N_2$  pour le nombre d'anneaux). Les longueurs et les largeurs sont des variables continues, alors que le nombre d'anneaux est donné par des nombres entiers.

En ce qui concerne les variables continues, le nombre des classes a été choisi de façon à conserver une largeur égale pour chaque classe dans tous les assemblages de la coupe. Le nombre de classes est normalement compris entre 5 et 20. La largeur de la classe, choisie de façon à avoir un nombre suffisant de classes, est égale à 0,02 mm pour les quatre variables continues. La limite supérieure est incluse dans la classe (Fig. 24-25). Les deux variables de la chambre initiale  $L_c$  et  $l_c$  sont réparties respectivement en 15 et en 9 classes de fréquence. Les deux largeurs de la coquille  $l_1$  et  $l_2$  comprennent respectivement 12 et 14 classes.

Le nombre d'anneaux, à l'inverse, constitue une variable discrète pour laquelle, à chaque valeur, correspond une classe de fréquence précise. Le caractère  $N_1$ , compris entre les valeurs 5 et 22, est réparti en 18 classes de fréquence. De la même façon, le nombre d'anneaux  $N_2$  présente 11 classes en variant de 3 à 13 (Fig. 26).

Au cours du temps, la distribution des fréquences des caractères morphologiques choisis montre des fluctuations. La fréquence maximale elle-même peut fluctuer de façon importante. La forme des courbes est le plus souvent asymétrique, plus rarement normale. Deux assemblages (niveaux à 91 et à 97,65 m) montrent simultanément une distribution bimodale pour les deux caractères morphologiques  $L_c$  et  $l_1$  (Fig. 24 et Fig. 25). Une distribution bimodale apparaît également pour le caractère  $l_2$  dans plusieurs niveaux (Fig. 25).

Les caractères de la chambre initiale  $L_c$  et  $l_c$  semblent être corrélés positivement comme l'indiquent, en particulier, les deux derniers assemblages, pourvus d'une chambre initiale plus longue et plus large par rapport aux valeurs précédentes (Fig. 24). Une augmentation générale des valeurs de  $L_c$  et  $l_c$  (Fig. 24) fait suite à la petite taille de la chambre initiale dans les cinq premiers niveaux de la coupe (Fig. 24). A l'inverse, la majorité des individus entre les niveaux 131 et 159,50 m se caractérise, à nouveau, par des valeurs faibles de  $L_c$  et  $l_c$  (Fig. 24).

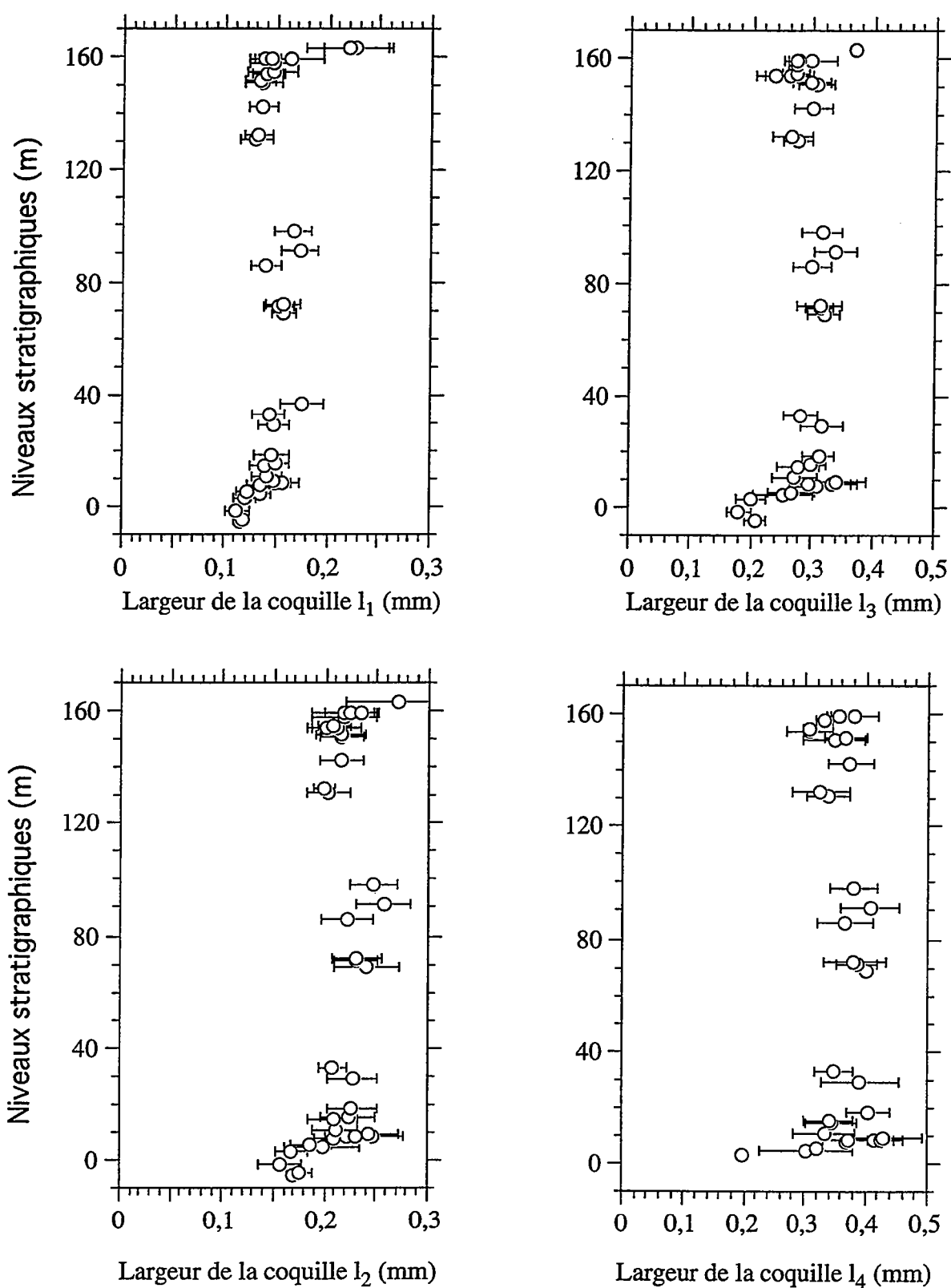


Fig. 22. - Variations au cours du temps des moyennes (cercles) et des écarts-type (barres) pour les largeurs de la coquille, mesurées dans les quatre premiers intervalles. Une échelle différente a été utilisée en abscisse entre  $l_1$ - $l_2$  et  $l_3$ - $l_4$ .

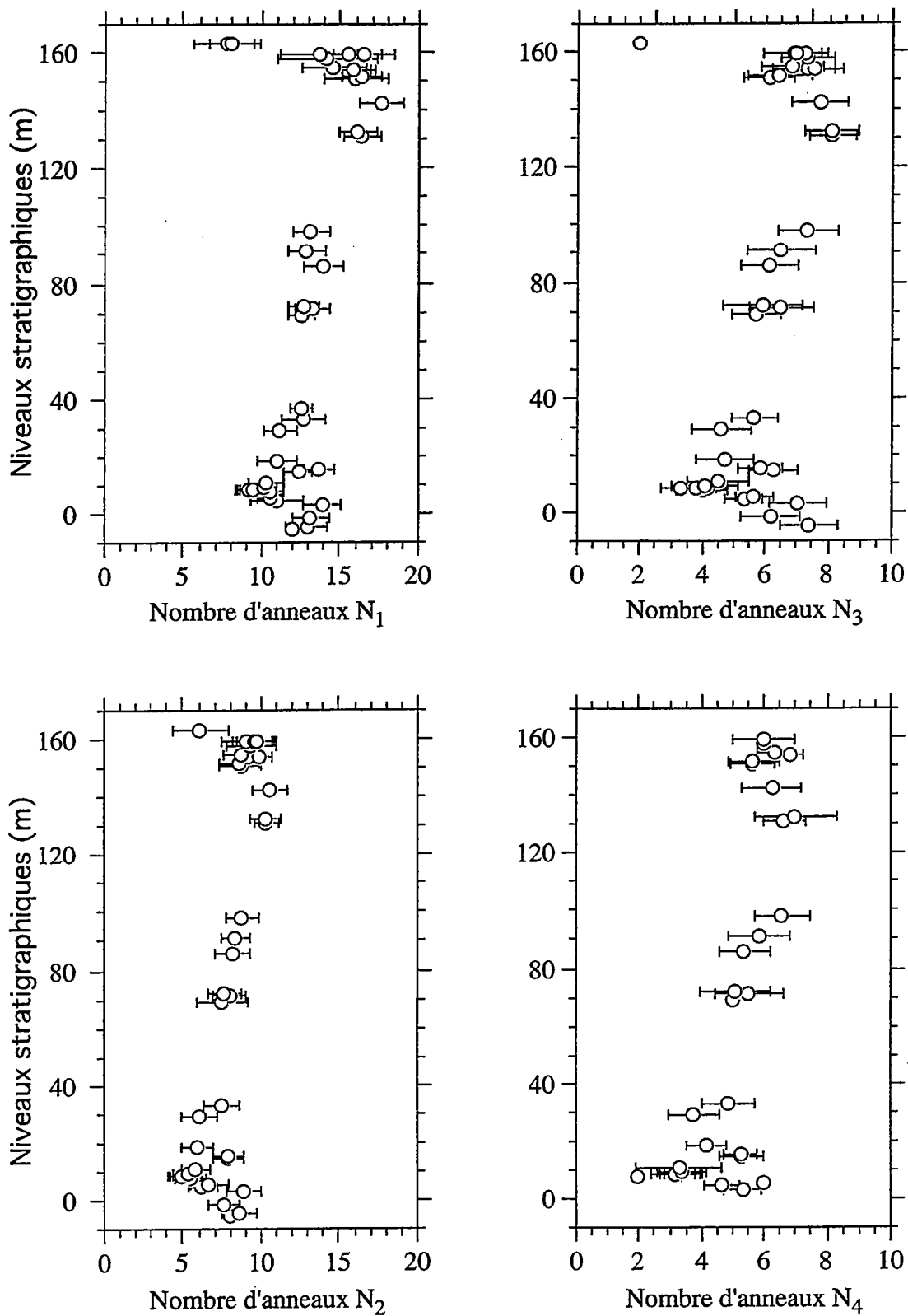
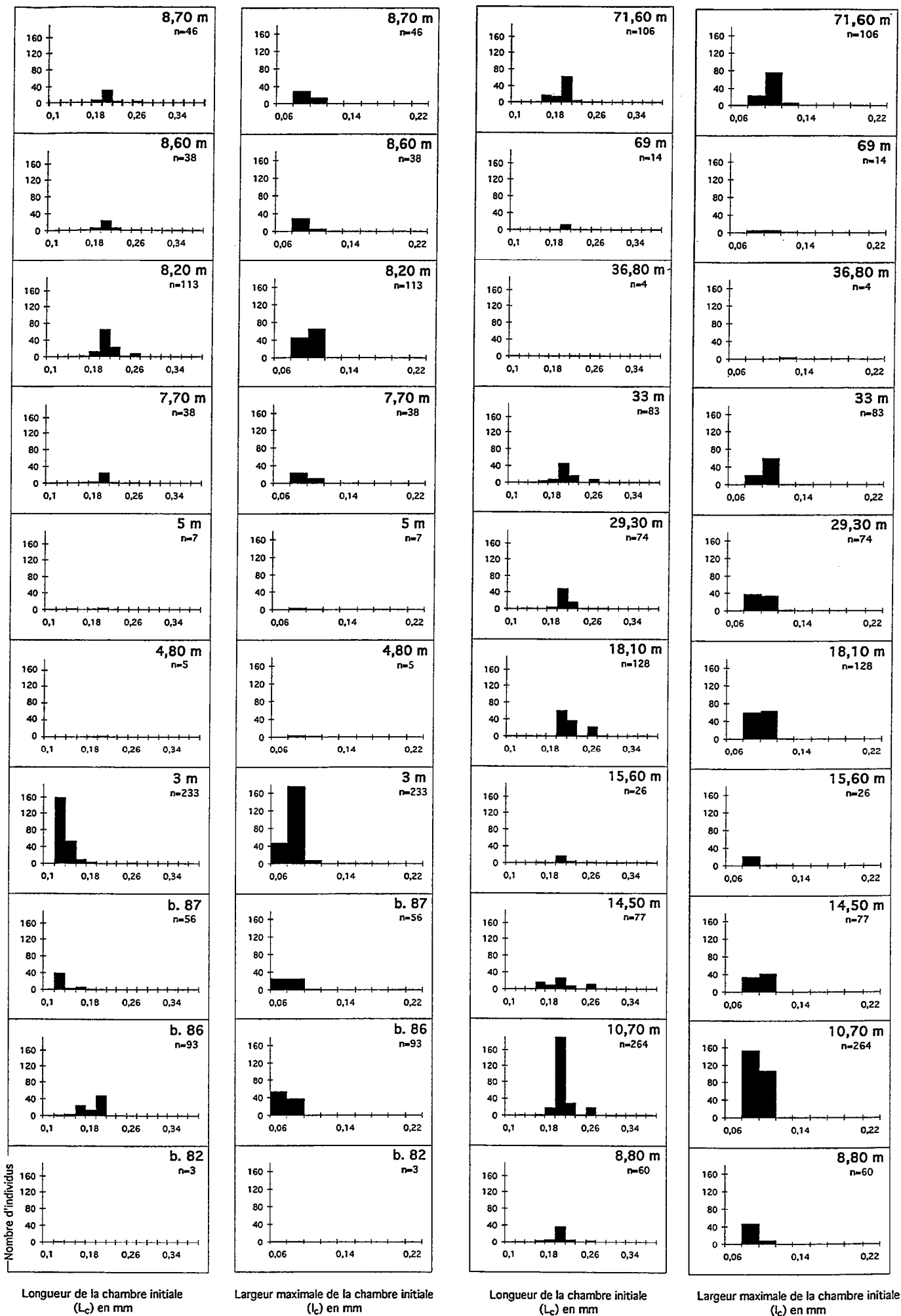


Fig. 23. - Variations au cours du temps des moyennes (cercles) et des écarts-type (barres) pour le nombre d'anneaux, comptés dans les quatre premiers intervalles de mesure. Une échelle différente a été utilisée en abscisse entre  $N_1$ -  $N_2$  et  $N_3$ - $N_4$ .



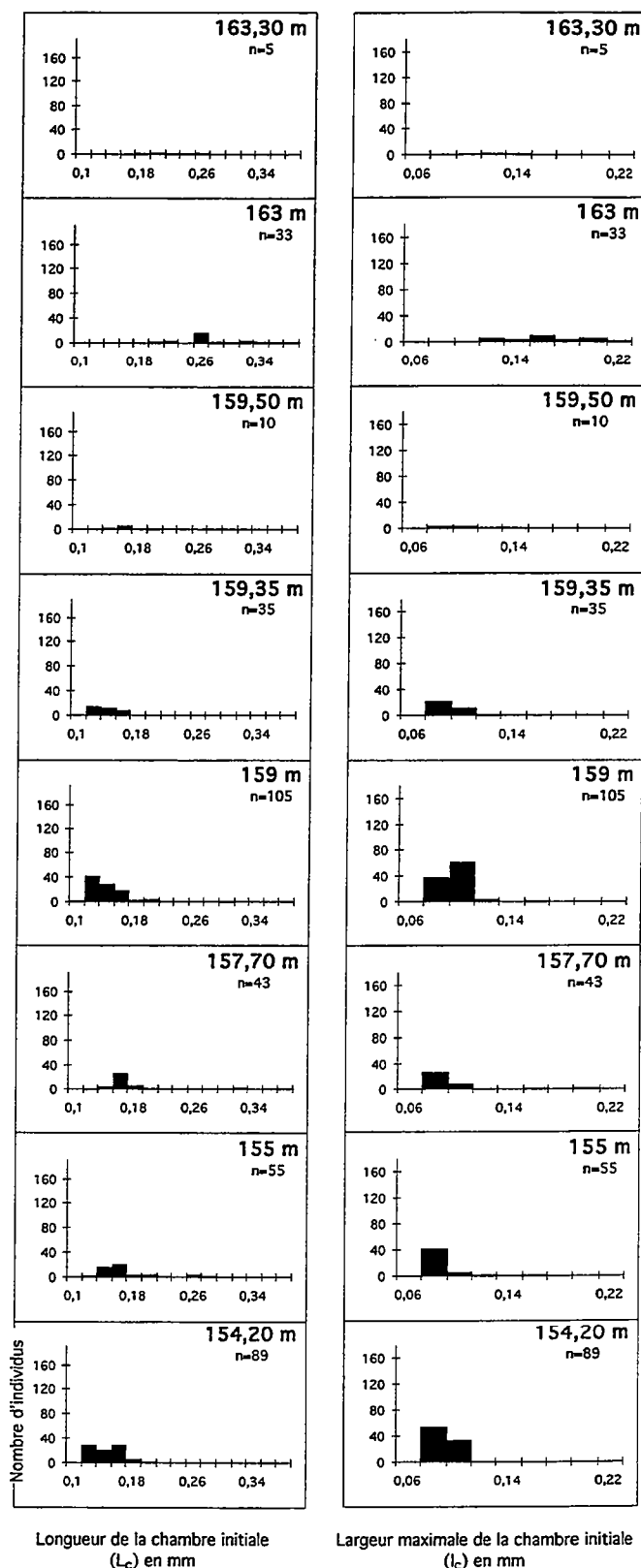
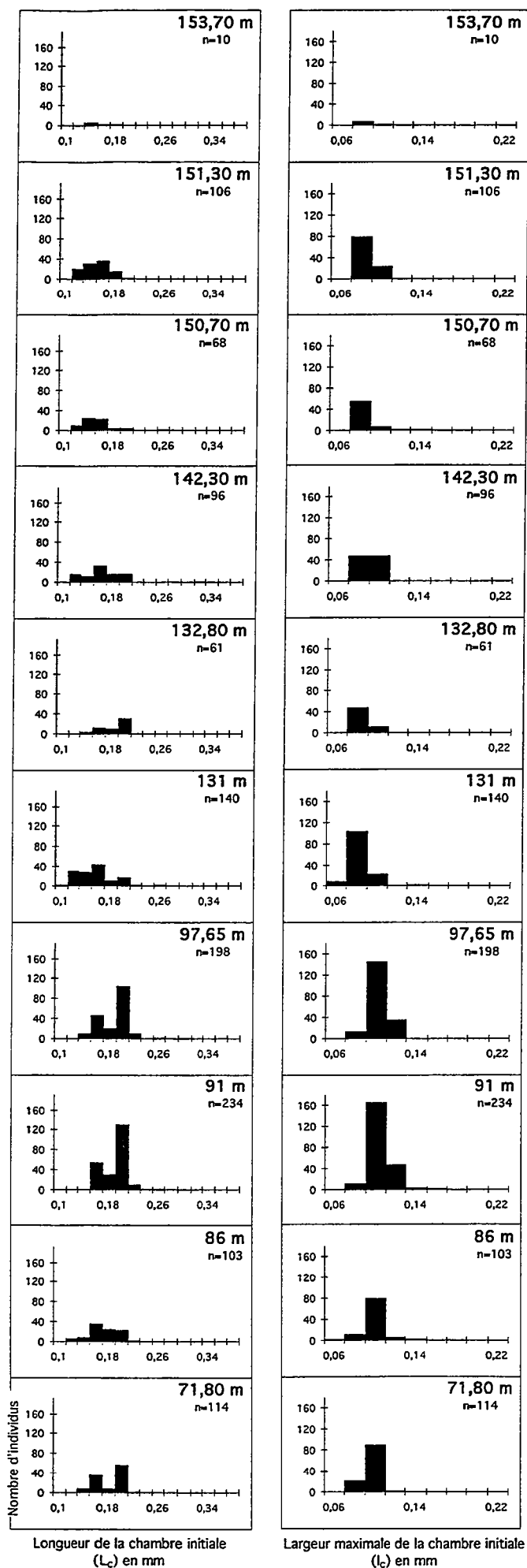
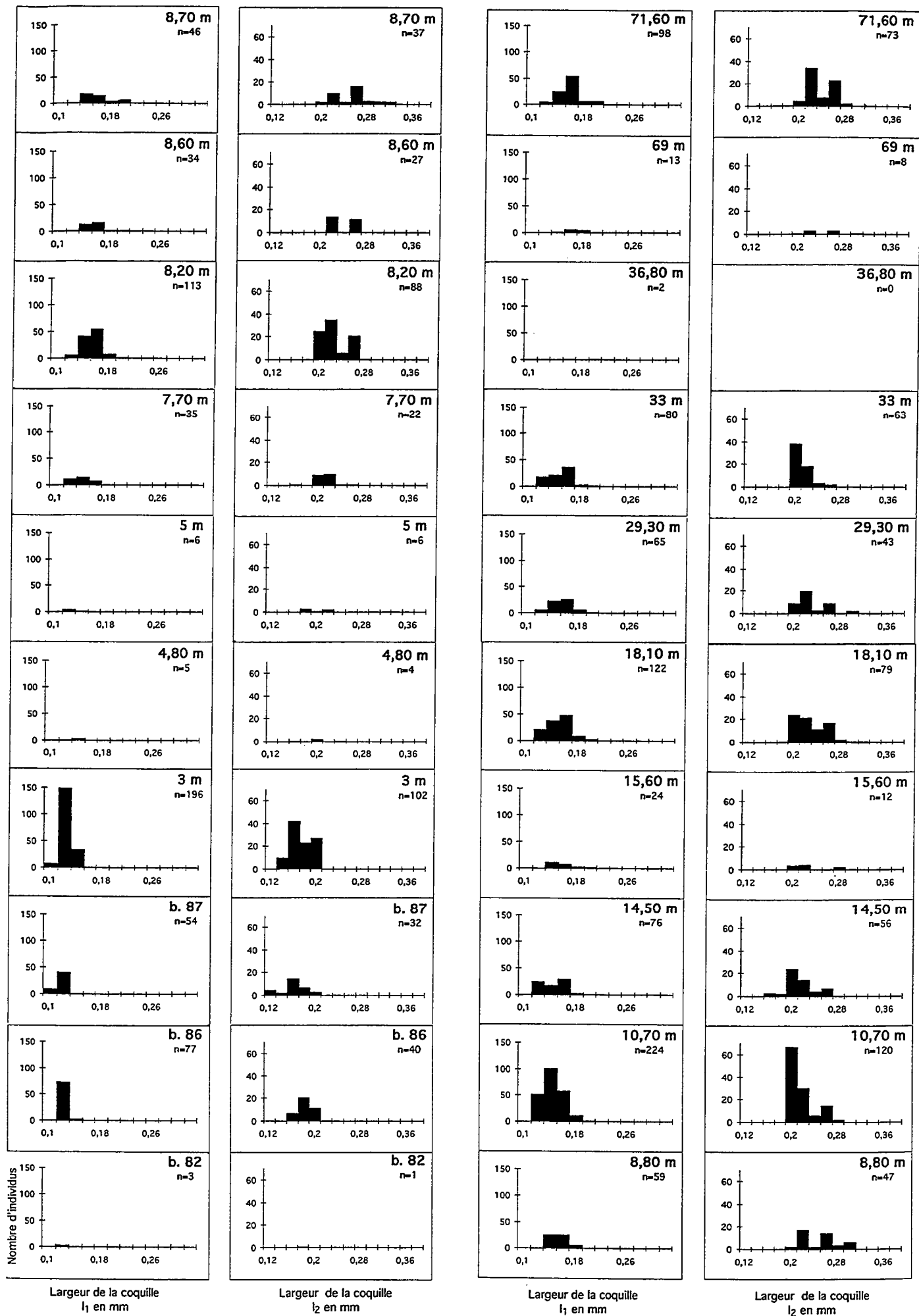


Fig. 24. - Histogrammes indiquant la distribution des fréquences pour les caractères morphométriques de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ) mesurés sur les assemblages de *Nowakia* aux différents niveaux stratigraphiques (n = nombre d'individus).





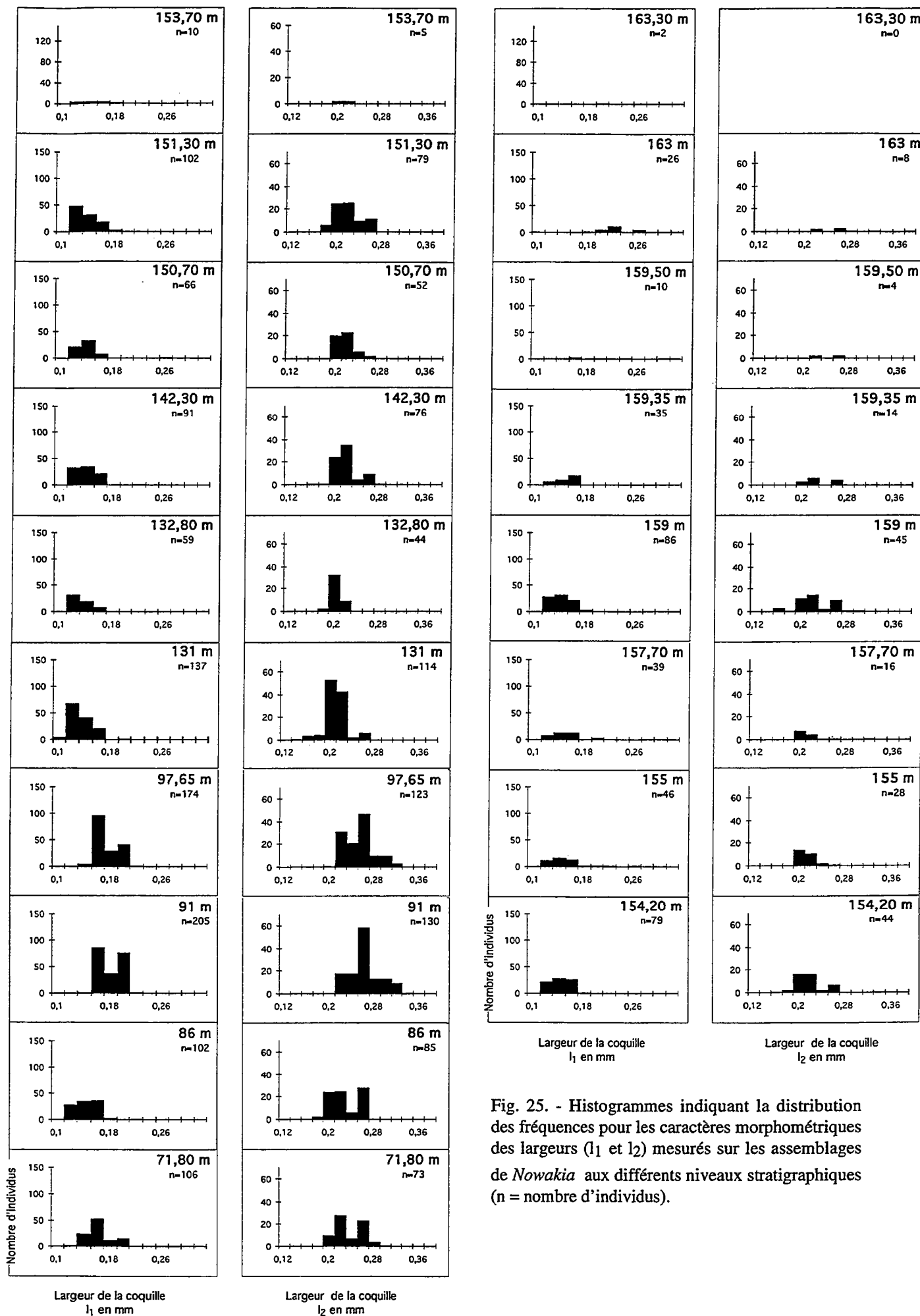
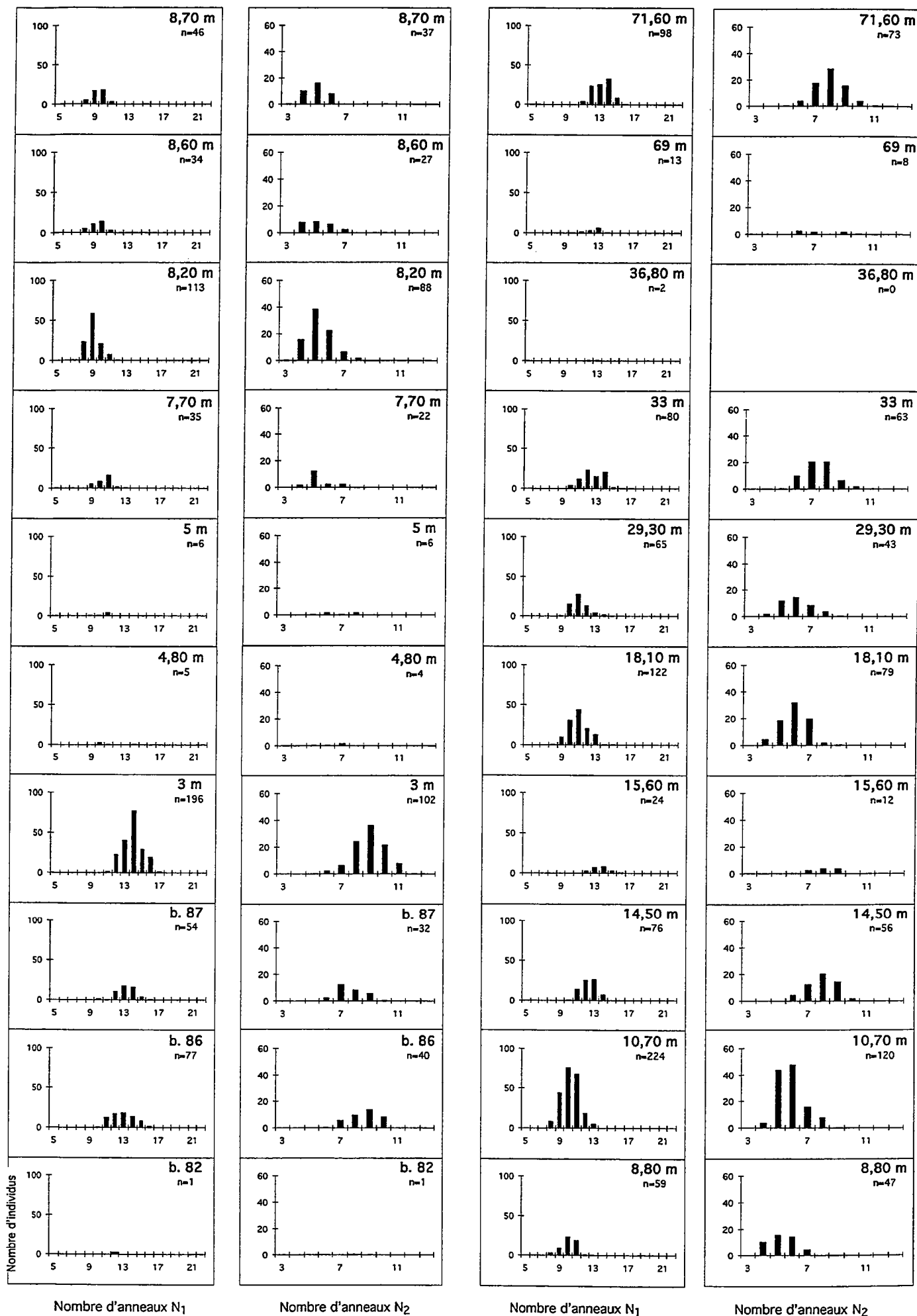


Fig. 25. - Histogrammes indiquant la distribution des fréquences pour les caractères morphométriques des largeurs ( $l_1$  et  $l_2$ ) mesurés sur les assemblages de *Nowakia* aux différents niveaux stratigraphiques ( $n$  = nombre d'individus).



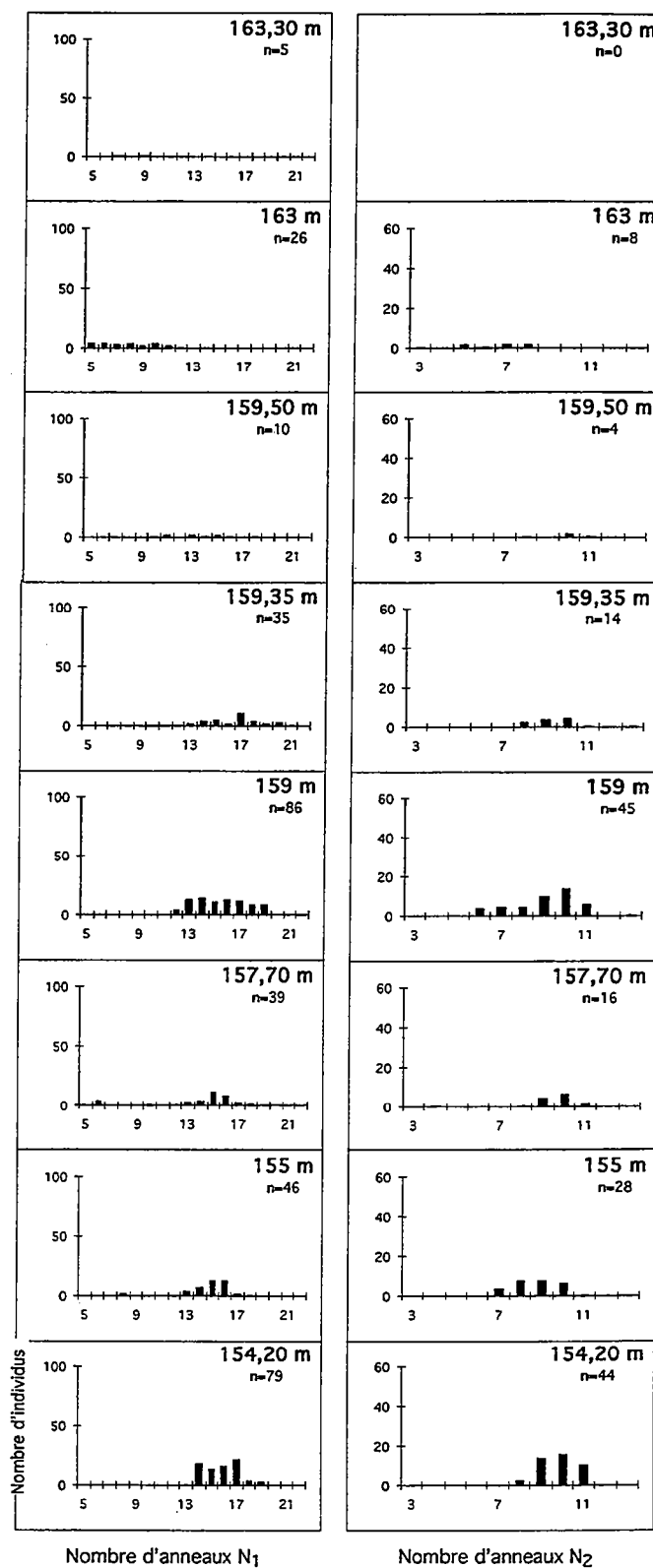
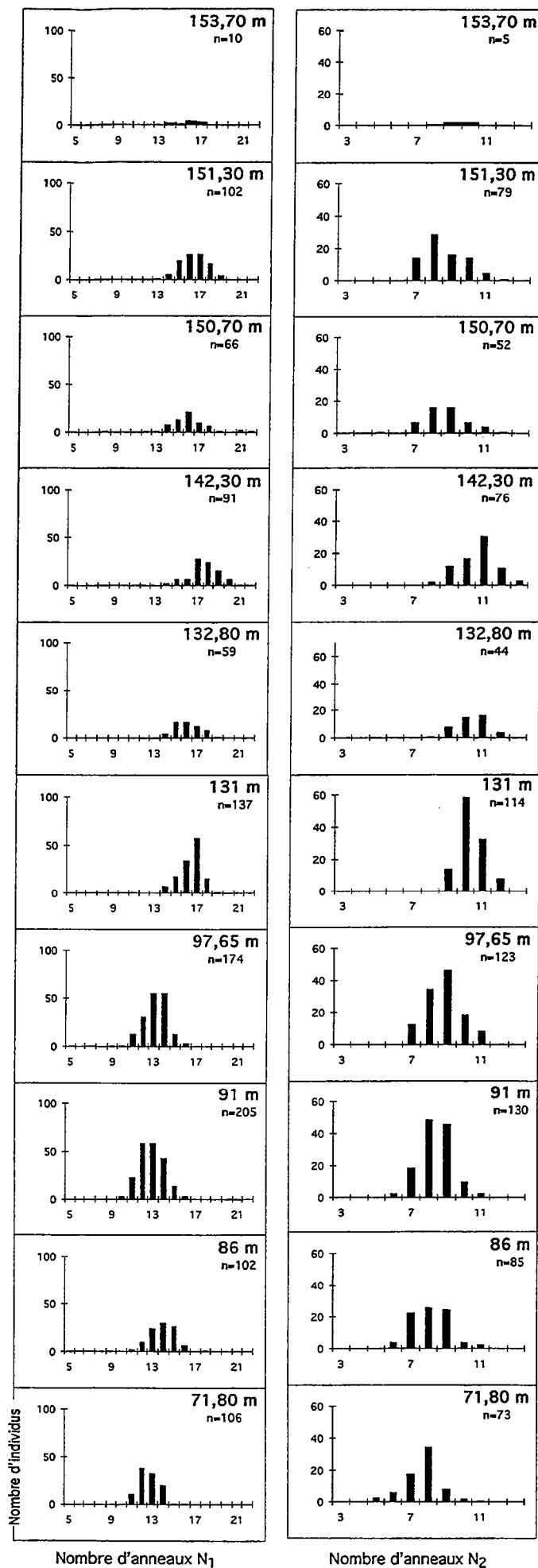


Fig. 26. - Histogrammes indiquant la distribution des fréquences pour les caractères morphométriques du nombre d'anneaux ( $N_1$  et  $N_2$ ) comptés sur les assemblages de *Nowakia* aux différents niveaux stratigraphiques ( $n$  = nombre d'individus).

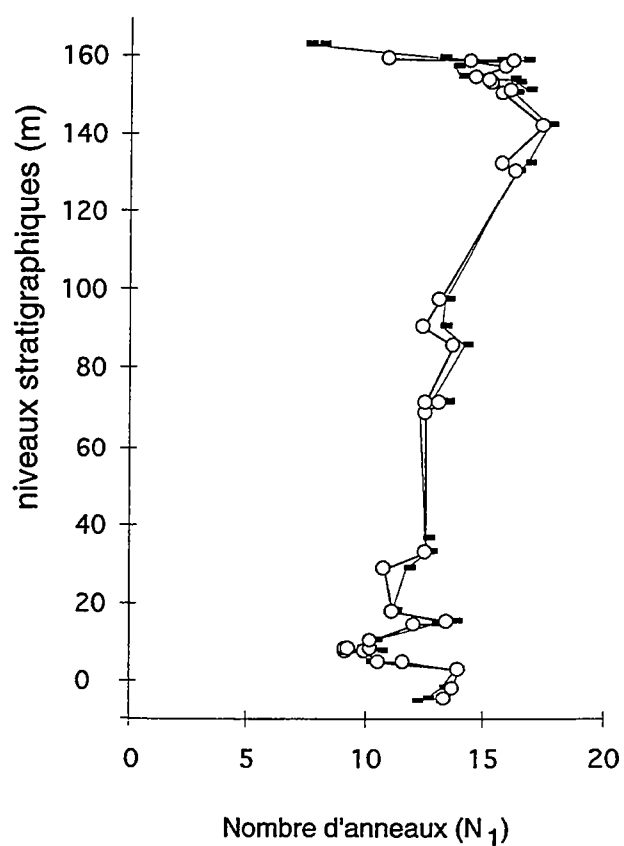
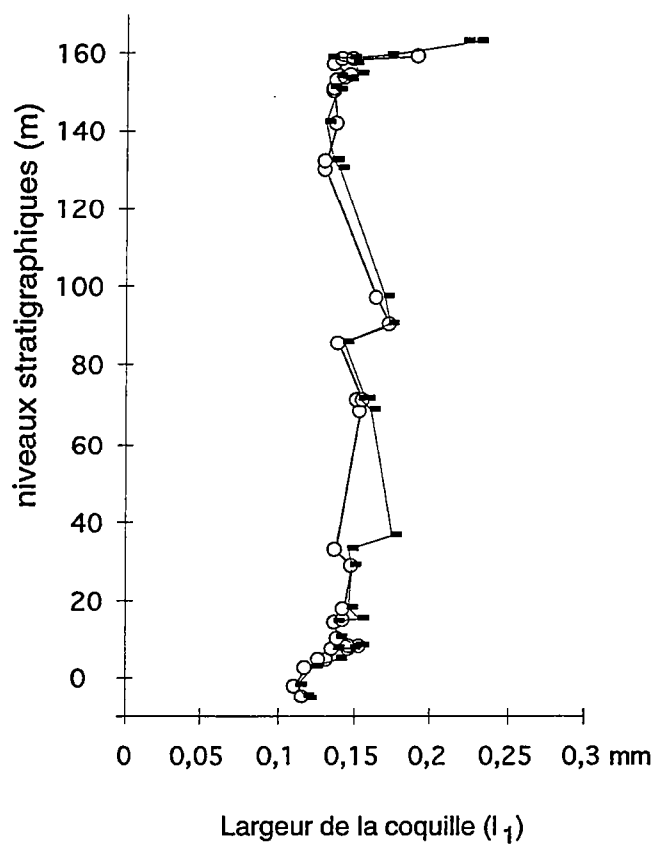
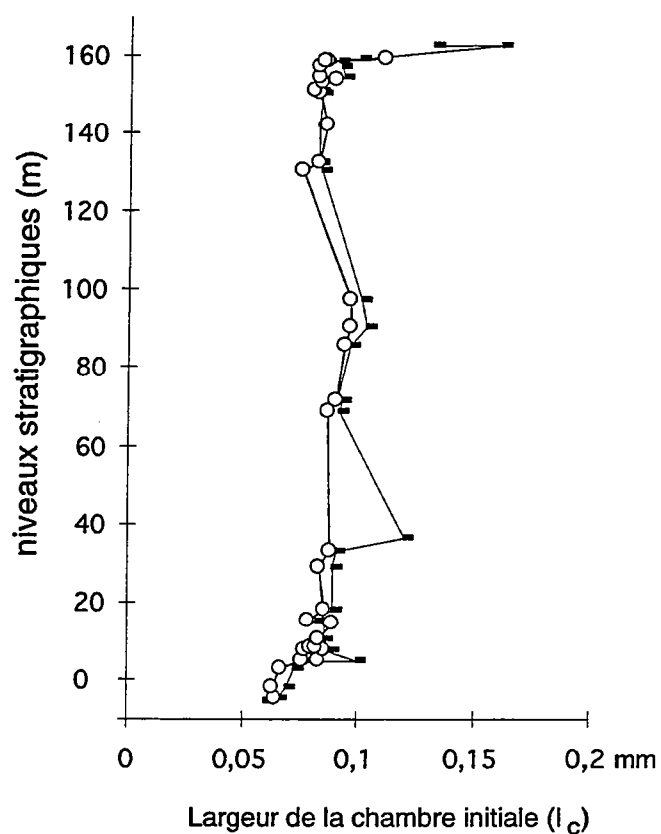
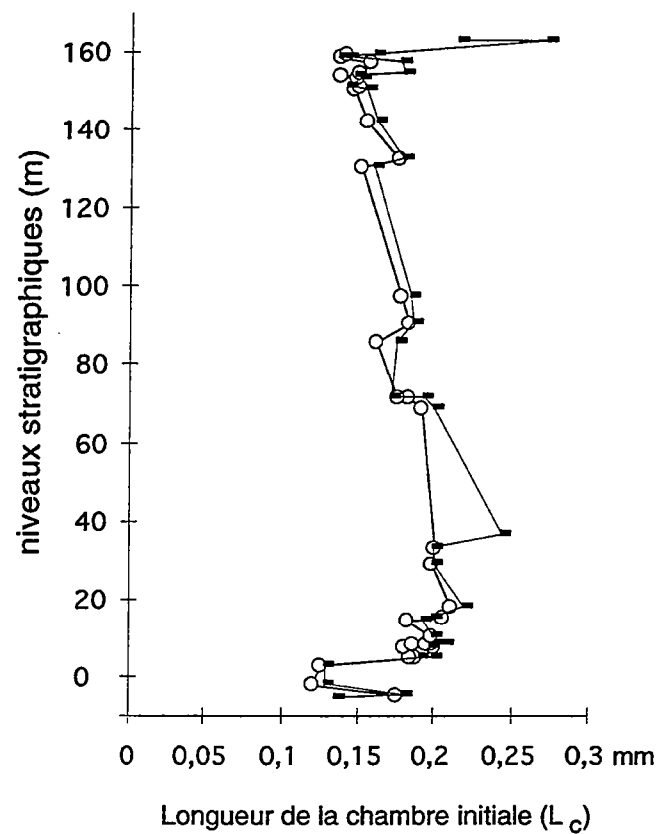


Fig. 27. - Variations des valeurs moyennes des caractères morphologiques au cours du temps pour les sous-échantillons  $L > 1,5$  mm (cercles) et  $L \leq 1$  mm (traits).

Tout le long de la coupe, les valeurs des largeurs  $l_1$  et  $l_2$  montrent une tendance assez semblable à celle des caractères de la chambre initiale. Les cinq premiers assemblages se caractérisent par des valeurs faibles de  $l_1$  et  $l_2$ , indiquant une coquille bien plus étroite que dans les niveaux suivants (Fig. 25). A un élargissement de la coquille (niveaux de 8,20 m à 97,65 m) succède (de 131 à 154,20 m) une nouvelle diminution de la largeur (Fig. 25). Les deux derniers assemblages mesurés (niveaux 163 et 163,30 m) diffèrent nettement des niveaux précédents par les largeurs  $l_1$  et  $l_2$  accrues (Fig. 25).

Le nombre d'anneaux  $N_1$  reste assez constant au cours du temps avec des classes de fréquences maximales entre 12 et 14. Trois exceptions existent toutefois: 1) une diminution du nombre d'anneaux entre les niveaux 4,80 et 33 m avec des classes de fréquences maximales comprises entre 9 et 12 (Fig. 26); 2) une augmentation importante de  $N_1$  dans les niveaux compris entre 131 et 154,20 m avec les classes de fréquences maximales localisées entre 15 et 17 (Fig. 26); 3) une très importante diminution de  $N_1$  dans les deux derniers niveaux examinés (Fig. 27). Les valeurs de  $N_2$  suivent les mêmes variations que  $N_1$ , mais en présentant toujours des valeurs inférieures.

Les distributions de fréquences pour la largeur ( $l_3, l_4...$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_3, N_4...$ ) dans les intervalles suivants de mesure indiquent le même type de variations que  $l_1$  et  $N_1$ . Les diagrammes de variation de ces paramètres ne sont pas reproduits ici.

## 2. Variabilité morphologique et taille de la coquille

Les spécimens de *Nowakia* mesurés montrent une variation, parfois assez importante, des dimensions générales de la coquille. Cette taille varie au sein d'un même assemblage et selon les niveaux échantillonnés. Le nombre de spécimens avec une longueur supérieure à 1,5 mm constitue un peu plus de 30% de la population totale des *Nowakia* mesurées dans le matériel de Cerná rokle.

Afin de tester une éventuelle variabilité morphologique liée au facteur de la taille, on a pris en compte, pour chaque assemblage, deux sous-échantillons d'individus caractérisés respectivement par une petite taille ( $L \leq 1$  mm) et une grande taille ( $L > 1,5$  mm). Les spécimens de grande taille sont généralement considérés comme représentant un stade adulte. En revanche, les individus de petite longueur peuvent indiquer soit un individu juvénile soit une coquille "adulte" incomplète (cassée), réduite à sa région proximale. Deux facteurs, l'un lié au milieu de dépôt (forte agitation entraînant la fracturation des coquilles), l'autre relevant de la technique de débitage et de préparation du matériel (détérioration accidentelle), sont susceptibles de provoquer cette réduction de taille.

Les caractères morphologiques pris en compte dans cette comparaison concernent exclusivement les dimensions de la chambre apicale ( $L_c$  et  $l_c$ ), la largeur ( $l_1$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_1$ ) dans le premier intervalle de mesure (Fig. 27). Le résultat de la comparaison entre les deux sous-échantillons d'individus ( $L \leq 1$  mm et  $L > 1,5$  mm) est illustré graphiquement par les valeurs moyennes obtenues pour chacun de ces caractères. Quatre niveaux de la coupe

(b. 82, 36,80 m, 163 m et 163,30 m) n'ont pas pu être utilisés en raison de l'absence d'individus de taille supérieure à 1,5 mm. Pour ces niveaux, le symbole relatif au sous-échantillon  $L > 1,5$  mm fait donc défaut (Fig. 27). Deux sous-échantillons avec  $L \leq 1$  mm (4,80 m et 5 m) et un sous-échantillon  $L > 1,5$  mm (159,50 m) permettent une comparaison très limitée n'étant constitués que par un seul individu. Le coefficient de variation (V) a été calculé pour les variables prises en compte dans le cas de deux sous-échantillons (Annexe, Tab. 2 et Tab. 3). Cette valeur, exprimée en pourcentage, fournit une indication de la variabilité présente dans chaque ensemble d'individus. Les deux sous-échantillons d'individus montrent une variabilité interne assez comparable pour les quatre variables morphologiques considérées. Quelques niveaux (69 m, 150,70 m, 155 m et 157,70 m) montrent une différence assez marquée dans les coefficients de variation des deux sous-échantillons. Le nombre réduit de spécimens constituant les sous-échantillons à  $L > 1,5$  mm peut éventuellement expliquer un tel écart.

Les résultats montrent qu'aucune différence n'existe entre la région apicale des spécimens de taille différente et provenant d'un même niveau. En effet, les individus de petite taille présentent en moyenne les mêmes variations morphologiques que les individus de grande taille. Il est d'autre part très vraisemblable que les petits individus sont en réalité des spécimens cassés et donc incomplets. Dans la séquence étudiée, la longueur de la coquille ne saurait donc être utilisée comme élément discriminant au plan taxinomique pour le genre *Nowakia*.

## B - ANALYSE BIVARIÉE

### 1. Homogénéité et hétérogénéité des assemblages

L'analyse univariée montre clairement des fluctuations d'un ou plusieurs caractères morphologiques au cours du temps. Dans un assemblage donné, ces variations morphologiques sont plus délicates à mettre en évidence et nécessitent d'autres traitements statistiques. Les diagrammes de dispersion des principaux caractères morphologiques mesurés peuvent révéler la présence d'individus qui s'éloignent de la moyenne, par exemple les représentants d'une autre espèce coexistant dans le même niveau. Chaque cas est illustré à l'aide de trois exemples sélectionnés à partir des Fig. 28 à 33.

#### *Homogénéité au niveau d'un assemblage*

Trois assemblages sont pris en compte dans les vingt premiers mètres de la coupe : à 3 m, à 8,20 m et à 14,50 m. La variation morphologique dans ces trois niveaux est bien exprimée par les valeurs de  $l_1$  et  $l_2$  et par le nombre d'anneaux  $N_1$  et  $N_2$  (Fig. 28-30). L'assemblage à 8,20 m se différencie des deux autres par des largeurs ( $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ) plus fortes, associées à un nombre d'anneaux plus faible ( $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N_3$ ). En revanche, la principale différence entre les assemblages prélevés à 3 m et à 14,50 m porte sur la largeur de la coquille, qui est plus importante à 14,50 m.

Les points dans les différents diagrammes de dispersion sont bien regroupés autour de la moyenne comme l'indique l'écart-type mesuré pour chaque variable (Annexe, Tab. 1). L'ensemble de ces considérations montre qu'une typologie morphologique peut exister pour un niveau donné.

La seule exception à cette homogénéité est représentée par un individu de l'assemblage recueilli à 3 m, et qui se singularise par une chambre initiale  $L_c$  plus longue (Fig. 28). Les autres variables morphologiques ne montrent aucune dispersion significative.

Au plan taxinomique, l'identification d'une certaine homogénéité entre individus va se révéler d'une grande importance.

#### *Assemblages hétérogènes*

Les cas d'hétérogénéité au sein d'un assemblage paraissent plus fréquents que les cas d'homogénéité, comme le suggèrent les distributions de fréquences (Fig. 24-26). Les assemblages considérés concernent les niveaux 91 m, 155 m et 159 m, choisis comme étant les exemples les plus démonstratifs (Fig. 31-33). Dans ces trois niveaux certains individus s'écartent des valeurs moyennes par la grande taille de leur chambre initiale ( $L_c$ ,  $l_c$ ). Ces mêmes individus présentent également des valeurs plus élevées pour la largeur de la coquille ( $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ) et se singularisent par un nombre d'anneaux ( $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N_3$ ) plus faible que la moyenne. L'assemblage à 159 m montre, de façon plus significative que dans les autres deux niveaux, des spécimens avec un nombre élevé d'anneaux ( $N_1$ ,  $N_2$ ).

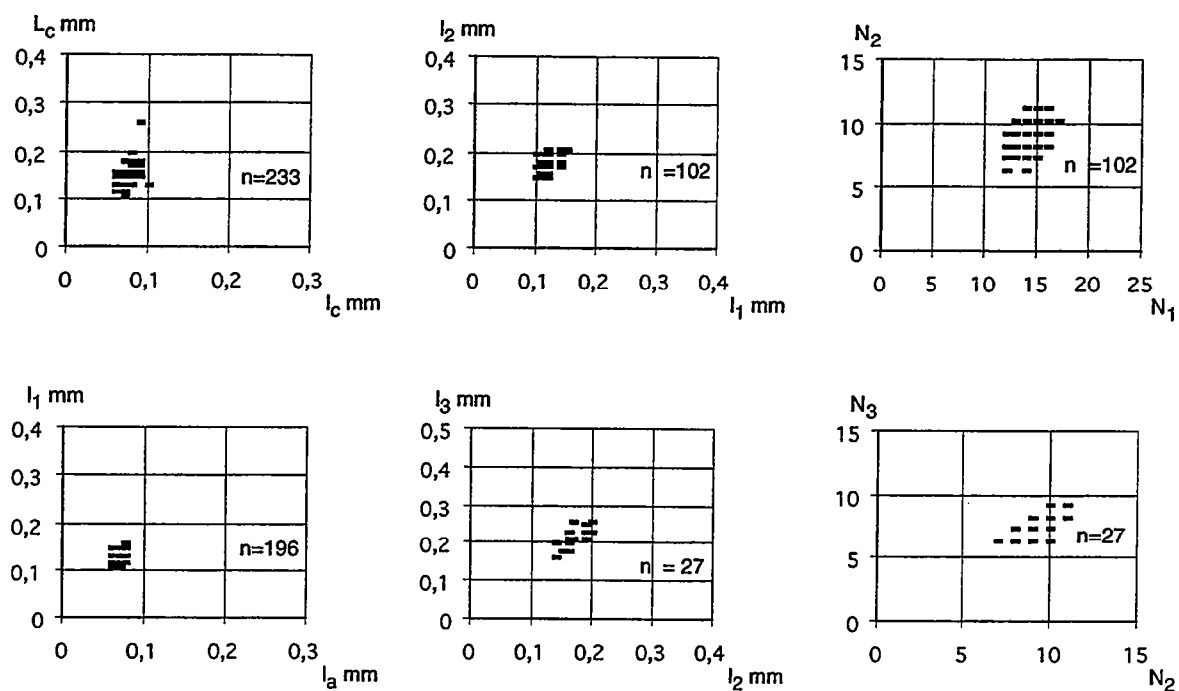


Fig. 28. - Diagrammes de dispersion pour différentes variables morphologiques mesurées sur les individus constituant l'assemblage au niveau 3 m de la coupe. Les points sont souvent superposés.

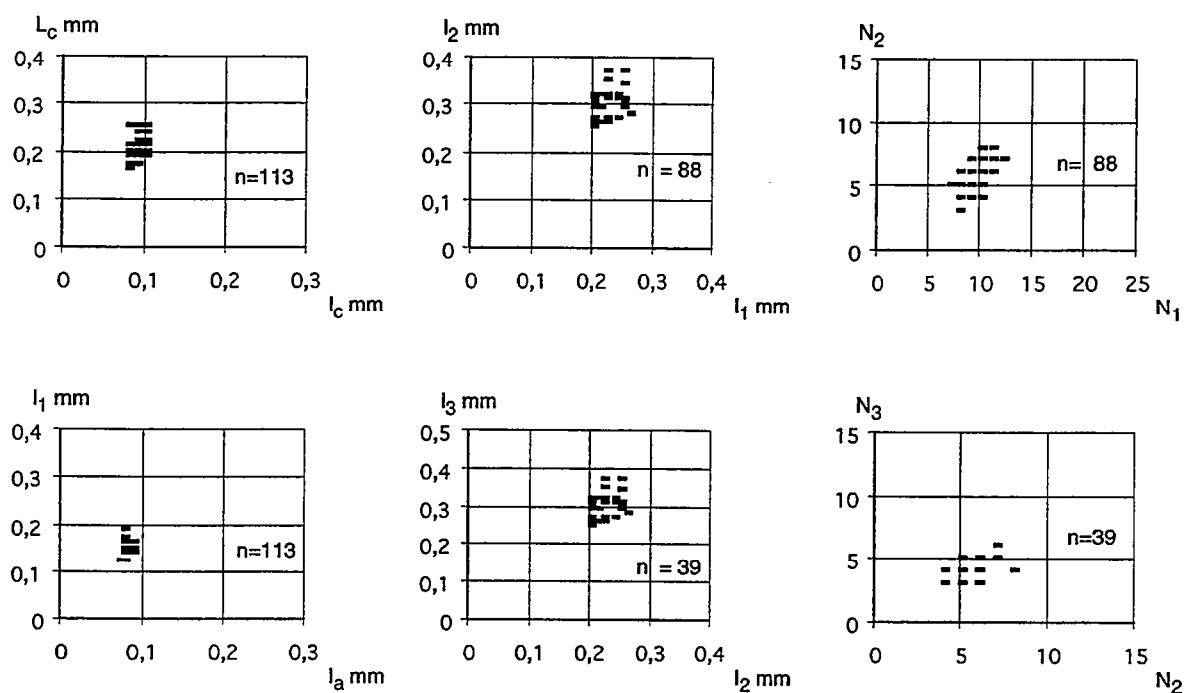


Fig. 29. - Diagrammes de dispersion pour différentes variables morphologiques mesurées sur les individus constituant l'assemblage au niveau 8,20 m de la coupe. Les points sont souvent superposés.



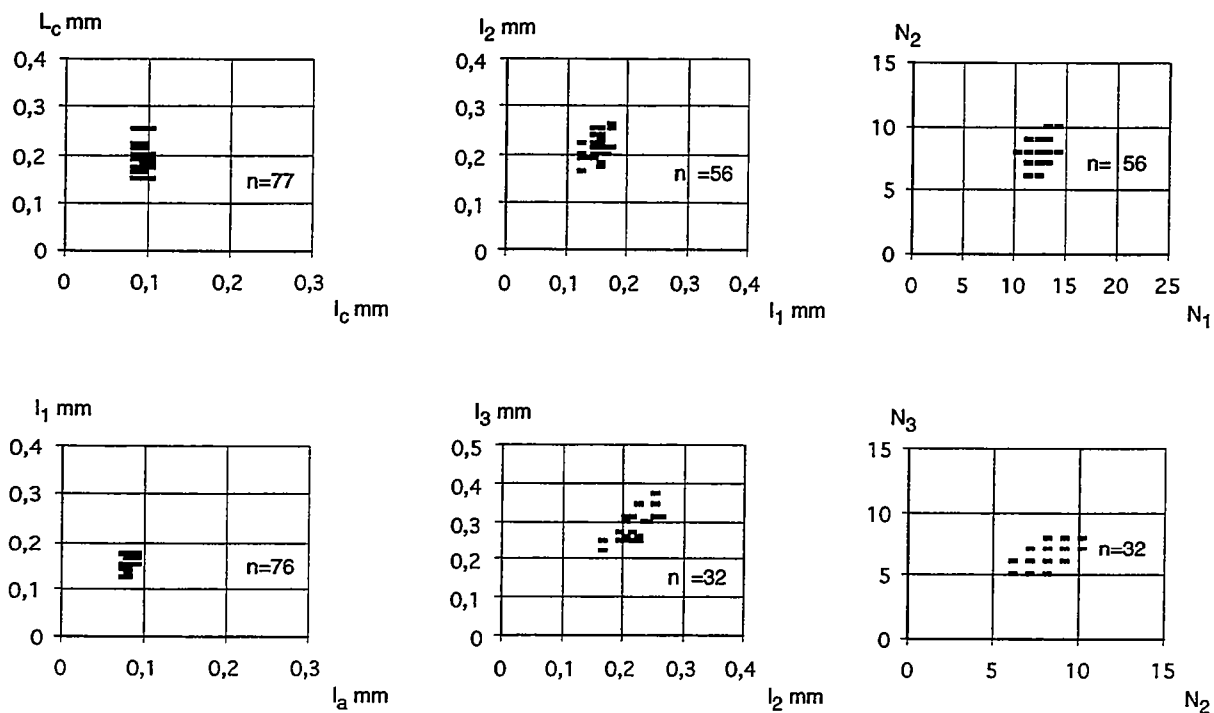


Fig. 30. - Diagrammes de dispersion pour différentes variables morphologiques mesurées sur les individus constituant l'assemblage au niveau 14,50 m de la coupe. Les points sont souvent superposés.

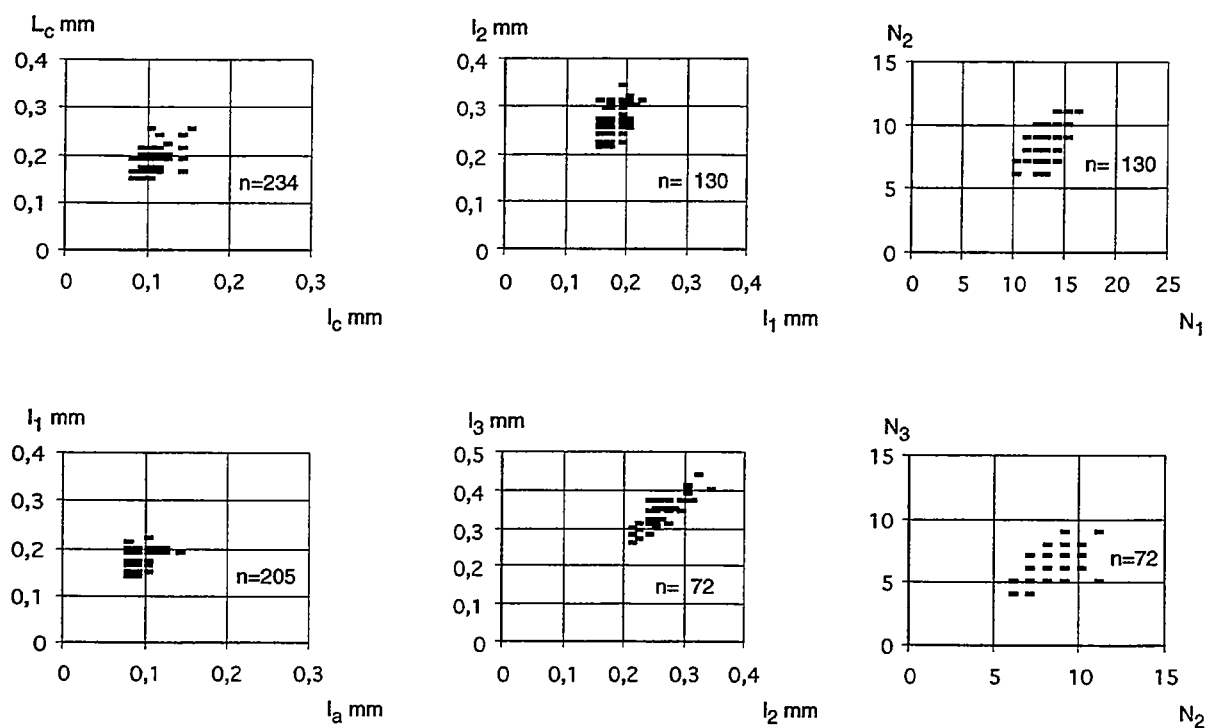


Fig. 31. - Diagrammes de dispersion pour différentes variables morphologiques mesurées sur les individus constituant l'assemblage au niveau 91 m de la coupe. Les points sont souvent superposés.

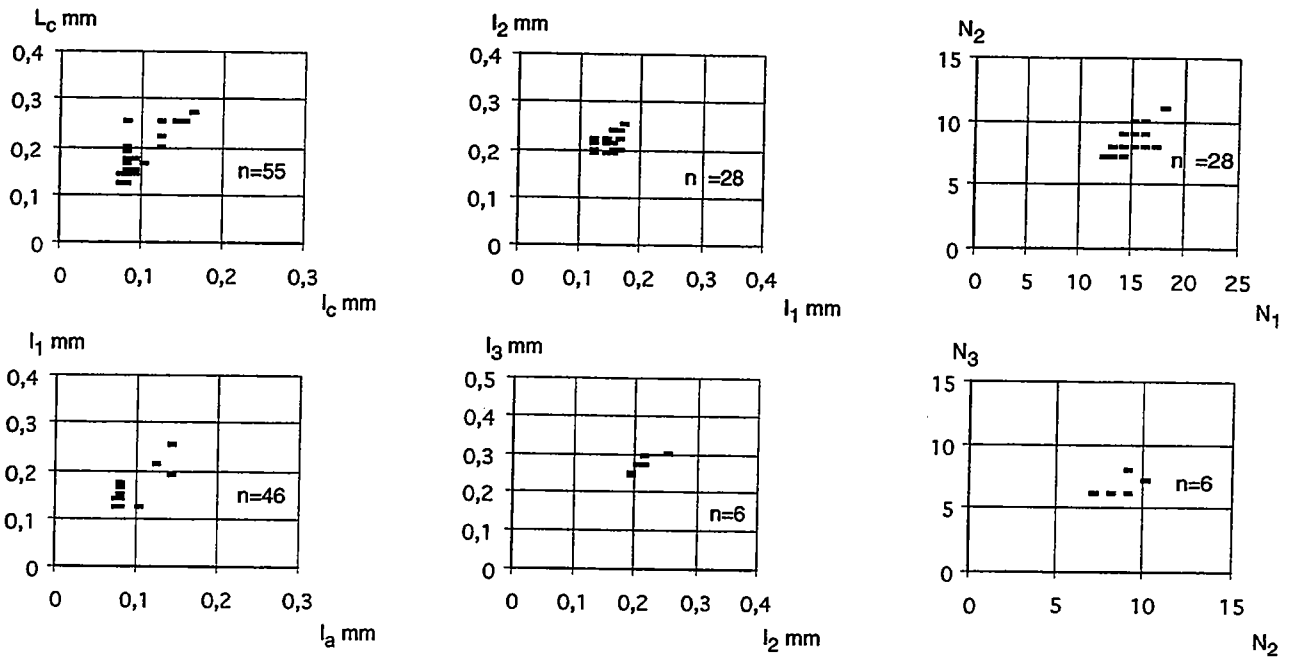


Fig. 32. - Diagrammes de dispersion pour différentes variables morphologiques mesurées sur les individus constituant l'assemblage au niveau 155 m de la coupe. Les points sont souvent superposés.

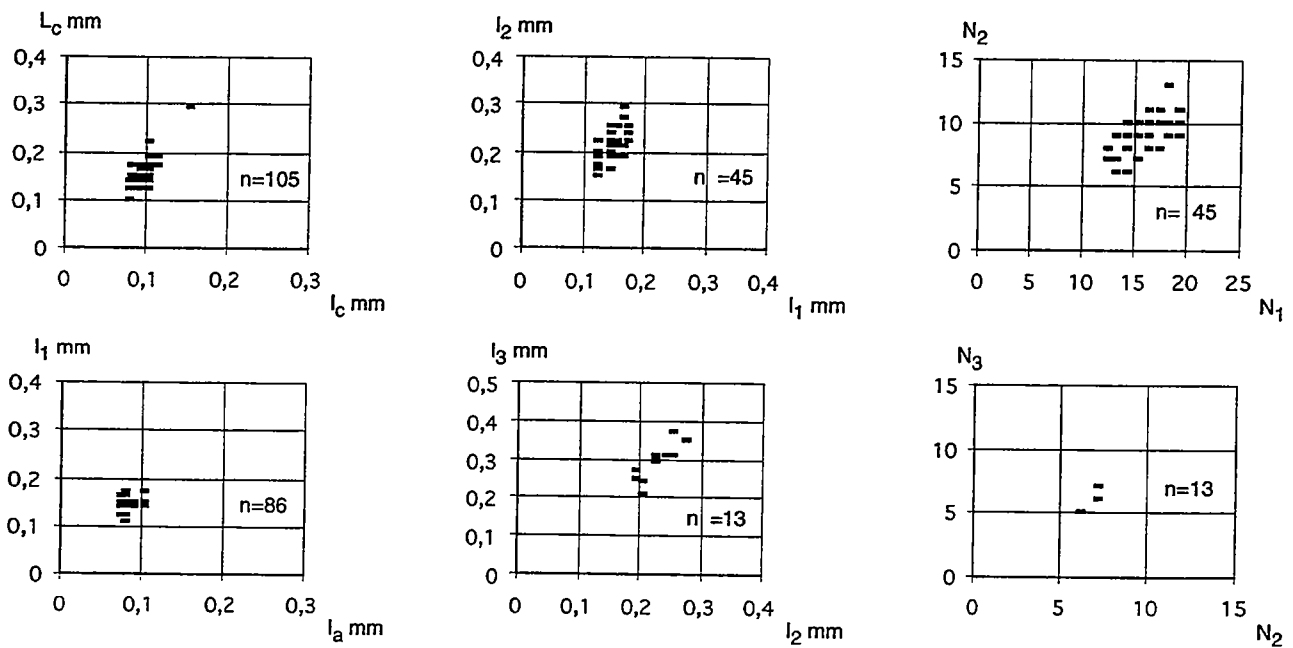


Fig. 33. - Diagrammes de dispersion pour différentes variables morphologiques mesurées sur les individus constituant l'assemblage au niveau 159 m de la coupe. Les points sont souvent superposés.

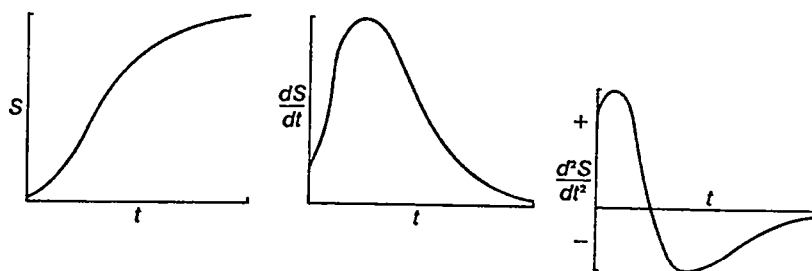


Fig. 34. - Tendance générale de la croissance en fonction de la taille  $S$  d'un organisme au cours du temps  $t$  (d'après Raup et Stanley, 1971).

Le principale limite de cette analyse est due à l'absence d'une vision d'ensemble de la morphologie de la coquille qui, chaque fois, n'est seulement caractérisée que par deux variables.

## 2. Modalités de croissance de la coquille

La coquille de Dacryoconarides a un type de croissance par accrétion sur le stade ontogénique précédent. Le stade juvénile est représenté par la région apicale où la chambre initiale peut indiquer l'éventuelle phase larvaire. La croissance de l'organisme à l'intérieur de la coquille s'accompagne d'un élargissement et d'un allongement du test par sécrétion de nouvelles couches de carbonate autour de l'ouverture. Ce type de croissance par accrétion conserve la forme juvénile de la coquille, en position proximale par rapport à la partie adulte de la coquille (Boucek, 1964; Lardeux, 1969; Raup et Stanley, 1971). Une variation du taux de croissance de l'organisme au cours du temps est un phénomène assez général (Fig. 34) que l'on peut aussi envisager pour les Dacryoconarides. Boucek (1964, fig. 31) avait déjà souligné la différence du taux de croissance chez plusieurs espèces du genre *Paranowakia*. Une telle variation peut aussi être vérifiée pour le genre *Nowakia*, dès lors que l'identification au niveau spécifique est réalisée (voir Chap. VII).

Avant de considérer les changements ontogéniques, il faut comparer la croissance de la coquille dans des assemblages répartis à différents niveaux stratigraphiques. Quatre niveaux (3 m, 8,20 m, 91 m et 163 m) ont été choisis pour illustrer ces variations de croissance (Fig. 35). Les valeurs de la largeur ( $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ), exprimées par leurs moyennes et par leurs valeurs extrêmes, indiquent un accroissement du diamètre de l'ouverture chez ces quatre assemblages, durant la croissance des individus, c'est à dire au cours du temps (Fig. 35). Une droite de régression est établie pour chaque série de données. Les coefficients de corrélation calculés sont largement supérieurs à 0,9. La pente de la droite de régression traduit l'évasement de la coquille. La comparaison entre les pentes des différents assemblages indique que l'évasement de la coquille change en fonction de la position stratigraphique des assemblages. Les individus provenant du niveau 3 m présentent une coquille bien plus étroite que celles des autres trois assemblages. L'assemblage à 91 m se caractérise par un évasement prononcé. Les spécimens de l'assemblage à 163 m se différencient par des largeurs  $l_a$ , plus importantes, leurs valeurs minimales étant pratiquement identiques aux valeurs moyennes obtenues dans les niveaux précédents (Fig. 35).

Ces considérations sont simplement indicatives d'un comportement moyen au sein de chaque assemblage. Un examen plus complet, à l'échelle des individus constituant chaque assemblage, est nécessaire pour confirmer les tendances générales exprimées par ces valeurs moyennes et cerner toutes les variations intervenant tout au long de la coupe. Dès à présent, ces changements suggèrent l'existence de populations différentes, vraisemblablement des espèces bien individualisées, se succédant dans le Praguien de Cerná rokle. Il reste encore à vérifier qu'il ne s'agit cependant pas d'un processus anagénétique n'affectant qu'une seule espèce.

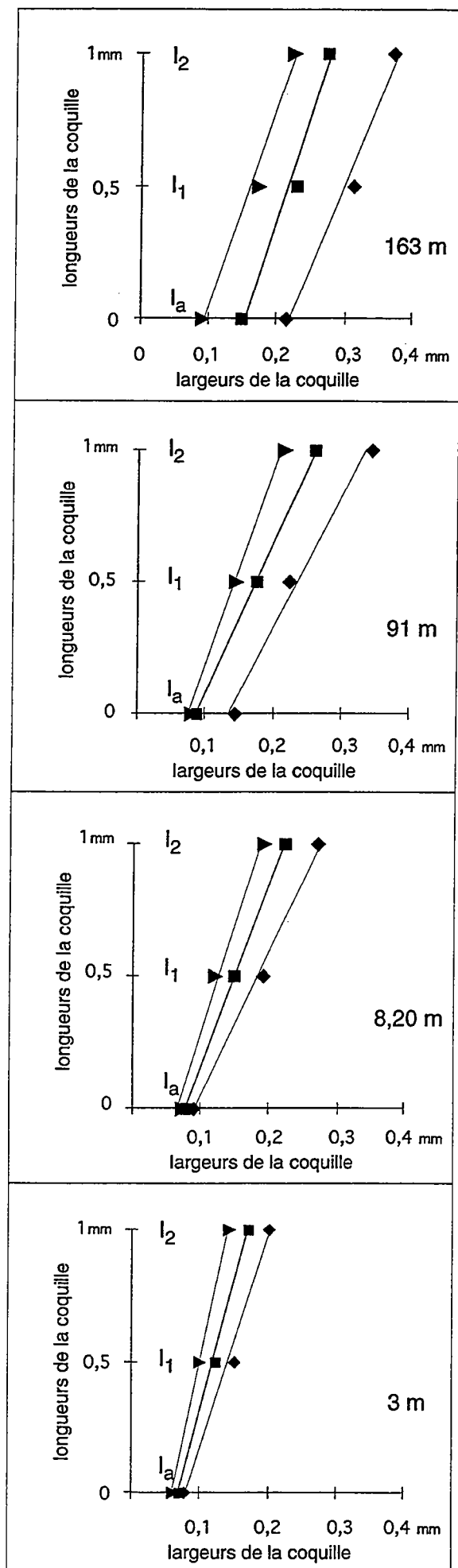


Fig. 35. - Comparaison de la croissance de la coquille chez les assemblages analysés à 3 m, 8,20 m, 91 m et 163 m.

Les valeurs maximales (◆), minimales (▶) et les moyennes (■) des largeurs ( $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ) sont exprimées en fonction de la longueur de la coquille où elle sont mesurées.

## C - ANALYSE FACTORIELLE

Les analyses factorielles se différencient en fonction du type de données (tableau de départ) et des finalités recherchées. Les deux méthodes choisies, analyse en composantes principales (ACP) et analyse discriminante (AD), favorisent respectivement l'aspect descriptif et un important pouvoir de séparation. Ces deux aspects sont essentiels dans le traitement des problèmes taxinomiques. Les deux types d'analyses nécessitent des tableaux de variables quantitatives complets. Cet impératif a été déterminant dans le choix du compromis entre la représentation d'un maximum d'individus et l'utilisation d'un maximum de variables. En effet, les spécimens mesurés ne présentent pas toujours une taille suffisante pour mesurer tous les caractères indiqués dans le protocole biométrique. La procédure suivie a été de privilégier le maximum d'individus, caractérisés par les variables qui rendent compte de la morphologie générale de la coquille et en particulier de la région apicale ( $L$ ,  $l_d$ ,  $NAT$ ,  $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ). Ce choix s'est fait au détriment des éléments plus distaux dont l'absence, plus fréquente, aurait entraîné l'élimination de nombreux d'individus. D'ailleurs, la taille de la coquille n'affecte pas les résultats (Fig. 27). L'influence de telles variables, portant notamment sur la largeur ( $l_2$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_2$ ), qui réduisent le nombre d'individus utilisables, a également été testée. Différents exemples sont illustrés ci-dessous.

### ANALYSE FACTORIELLE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) : CARACTÈRES DÉTERMINANTS DES INDIVIDUS

L'analyse en composantes principales présente l'avantage de souligner les caractères les plus représentatifs chez un assemblage d'individus et d'identifier les spécimens qui se caractérisent par un ensemble de variables liées entre elles. Ce type d'analyse, appliqué à tous les assemblages de la coupe de Cerná rokle, a permis de mieux connaître et de valoriser les données acquises. Les variables descriptives des individus se rapportent aux caractères morphologiques les plus communs de la coquille, à l'exception de l'ornementation longitudinale où le nombre de costules est mesuré de façon trop aléatoire pour pouvoir être utilisé statistiquement. Les variables concernant la longueur de la coquille sont introduites dans les ACP suivantes comme des variables supplémentaires, puisque leurs valeurs, fortement corrélées, sont liées à l'état de conservation des spécimens (ex. influence des cassures accidentelles). L'utilisation de ces paramètres en qualité de variables actives aurait eu pour résultat de masquer le rôle des autres variables en séparant, de façon préférentielle, les individus en fonction de leur taille; ce qui ne présente guère de signification morphologique dans le cas présent (voir discussion supra, Fig. 27).

Plusieurs assemblages sont considérés le long de la coupe pour mieux caractériser les variations des différents caractères morphologiques au cours du temps. Les assemblages ont été choisis en fonction des variations morphologiques mises en évidence par les histogrammes de

fréquences et les diagrammes de dispersion. Les assemblages des niveaux échantillonnés à 3 m et 8,20 m suggèrent une certaine homogénéité (Fig. 28-29), alors que les assemblages des niveaux 91 m, 159 m et 163 m révèlent une hétérogénéité morphologique, au moins pour quelques caractères (Fig. 31-33).

Afin de tester la signification des variations morphologiques observées dans les assemblages, on a introduit, comme individus supplémentaires, les trois espèces de *Nowakia* déjà connues dans le Praguien du bassin de Prague : *N. sororcula*, *N. pragensis*, *N. acuaria*. Les valeurs des caractères morphologiques utilisés dans l'analyse ont été mesurées sur les figurations de leur holotype respectif (Fig. 36). En raison de la grande variabilité morphologique indiquée en littérature pour *N. acuaria*, les valeurs prises en compte représentent la moyenne entre le néotype figuré par Zagora (1964; pl. 1, fig. 1) et le spécimen figuré par Boucek (1964; pl. 1, fig. 1). La projection des espèces *N. sororcula*, *N. pragensis* et *N. acuaria* sur les axes factoriels des assemblages de *Nowakia* de Cerná rókla permet une meilleure interprétation de ces axes et leur utilisation comme repères taxinomiques. Le but poursuivi ici est d'identifier les diverses variables qui permettent de regrouper un ensemble d'individus issus d'un ou de plusieurs niveaux stratigraphiques, c'est à dire de distinguer des espèces.

## 1. Premier type morphologique (assemblage du niveau 3 m)

### *Étude des variables*

Les caractères morphologiques utilisés comme variables actives concernent la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ), alors que les paramètres liés à la taille ( $L$ ,  $l_d$ , NAT) sont introduits comme variables supplémentaires. Deux caractères de la région apicale de la coquille, la largeur de la chambre initiale ( $l_c$ ) et la largeur correspondant au premier anneau ( $l_a$ ), sont très liés à l'axe factoriel 1, qui exprime 46% de l'inertie du nuage (Fig. 37). La longueur de la chambre initiale ( $L_c$ ) est aussi liée au premier axe factoriel, mais de façon moins importante. La largeur ( $l_1$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_1$ ) sont mieux exprimés sur l'axe 2 (18% de l'inertie) et sur l'axe 3 (16% de l'inertie). Ce dernier axe factoriel oppose les deux caractères de  $l_1$  et de  $N_1$  (Fig. 38). Les trois variables supplémentaires sont mal représentées sur tous les axes factoriels.

### *Étude des individus*

Les spécimens du niveau stratigraphique 3 m ( $n=196$ ) sont, dans l'ensemble, relativement bien représentés dans les plans factoriels 1-2 avec la moitié des individus dont la somme des cosinus carrés est supérieure à 0,50 sur les deux premiers axes (Fig. 37). Trois individus sont différenciés de l'ensemble par les valeurs de  $l_c$ ,  $l_a$  et  $L_c$ , exprimées sur l'axe 1 (Fig. 37-38). Ceci signifie que, pour ces caractères morphologiques, ces trois individus ont des valeurs plus importantes que l'ensemble des autres spécimens de l'échantillon.

La projection des trois espèces *N. sororcula*, *N. pragensis* et *N. acuaria* sur les plans factoriels permet d'intégrer une éventuelle signification taxinomique pour les variations morphologiques entre l'ensemble de l'assemblage et les trois individus différenciés. *N. acuaria*,

très bien représentée sur l'axe 1 par les variables  $l_c$ ,  $l_a$  et  $L_c$ , se trouve projetée à l'extérieur du nuage des individus (Fig. 37-38). En revanche, la projection de *N. sororcula* et *N. pragensis* concerne plus les individus mesurés dans le niveau 3 m (Fig. 37-38). *N. sororcula* est toujours projetée parmi l'ensemble des individus, alors que *N. pragensis* est mieux séparée sur l'axe 3 par la largeur ( $l_1$ ). L'assimilation des individus mesurés et "inconnus" aux espèces déjà définies n'est pas immédiate puisque la comparaison est faite entre un spécimen unique (l'holotype) et tout un ensemble d'individus. Toutefois, les résultats obtenus excluent l'attribution des individus du niveau 3 m à *N. acuaria*, au moins pour les valeurs utilisées ici comme représentatives de cette espèce. Une certaine analogie existe avec *N. sororcula* et, dans une moindre mesure, avec *N. pragensis*.

#### *Type morphologique*

La majorité des individus recueillis à 3 m est définie par une coquille pourvue d'une région apicale étroite et d'une chambre initiale petite, étant donné les valeurs, moyennes à faibles, obtenues pour  $l_c$ ,  $l_a$  et  $L_c$ . La largeur ( $l_1$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_1$ ) ne permettent pas de caractériser ces individus de façon plus précise.

ESPECES VARIABLES	$L_c$ mm	$l_c$ mm	$l_a$ mm	$l_1$ mm	$l_2$ mm	$N_1$	$N_2$	NAT	$L$ mm	$l_d$ mm
<i>Nowakia acuaria</i> (Richter 1854)	0.21	0.10	0.09	0.15	0.24	11	8	44	4.50	0.80
<i>Nowakia sororcula</i> Lukes 1982	0.17	0.07	0.06	0.12	0.16	12	10	34	2.00	0.23
<i>Nowakia pragensis</i> Lukes 1991	0.16	0.07	0.06	0.16	0.26	11	4	22	2.20	0.32

Fig. 36.- Tableau indiquant les valeurs de variables morphologiques mesurées chez les espèces de *Nowakia* connues dans le bassin de Prague à partir des photos publiées. Les valeurs de *N. acuaria* sont le résultat de la moyenne entre le néotype figuré par Zagora (1964, Pl. 1 fig. 1) et le spécimen illustré par Boucek (1964, Pl. 1 fig. 1). *N. sororcula* a été mesuré sur la photo de son holotype (Lukes 1982, Pl. 2 fig. 1), tout comme *N. pragensis* (Lukes 1991, Pl. 1 fig. 1).

## 2. Deuxième type morphologique (assemblage du niveau 8,20 m)

### *Étude des variables*

Les caractères morphologiques mesurés dans la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ) sont bien exprimés dans le plan factoriel constitué par les axes 1 et 2 et qui expriment respectivement 37% et 21% de l'inertie du nuage (Fig. 39). La largeur et la longueur de la chambre initiale ( $l_c$ ,  $L_c$ ) sont très liées au premier axe factoriel ainsi que, dans une moindre mesure, la largeur correspondant au premier anneau ( $l_a$ ). D'autre part, l'axe factoriel 2 oppose la largeur  $l_1$  au nombre d'anneaux  $N_1$ . Une telle relation entre ces deux variables traduit une coquille de grande largeur et pourvue de rares anneaux.

### *Étude des individus*

La représentation des spécimens du niveau 8,20 m ( $n=113$ ) dans la plan factoriel 1-2 est très bonne avec la moitié des individus présentant une somme des cosinus carrés supérieure à 0,50 pour les deux premiers axes (Fig. 39). Le nuage de points est projeté plutôt sur le côté positif de l'axe 1 qui correspond à des valeurs importantes pour la chambre initiale.

Les projections des trois individus supplémentaires (les types de *N. sororcula*, *N. pragensis* et *N. acuaria*) ont une position partiellement éloignée du nuage des individus de l'assemblage à 8,20 m. En effet, *N. acuaria* est bien exprimé sur l'axe 2, alors que les deux autres espèces supplémentaires sont représentées sur le côté négatif de l'axe 1, ce qui indique une coquille plus petite.

### *Type morphologique*

Les spécimens du niveau 8,20 m montrent une certaine homogénéité dans leur morphologie. La coquille se caractérise par une chambre initiale moyenne à grande, un évasement élevé, marqué par une largeur ( $l_1$ ) importante et un nombre d'anneaux ( $N_1$ ), moyen à faible.

## 3. Troisième type morphologique (assemblage du niveau 91 m)

### *Étude des variables*

Les caractères morphologiques de la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ) sont utilisés comme variables actives. L'ensemble de ces caractères est bien exprimé dans le plan factoriel constitué par les axes 1 (47% de l'inertie) et 2 (19% de l'inertie). La largeur de la chambre initiale ( $l_c$ ), la largeur correspondant au premier anneau ( $l_a$ ) et la longueur de la chambre initiale ( $L_c$ ) sont, en ordre décroissant, liées à l'axe factoriel 1 (Fig. 40). La largeur  $l_1$  est, en partie, exprimée sur le premier axe, mais ce caractère ne s'avère pas très déterminant dans la caractérisation des individus. Le nombre d'anneaux  $N_1$  est, pour sa part, très lié à l'axe factoriel 2.



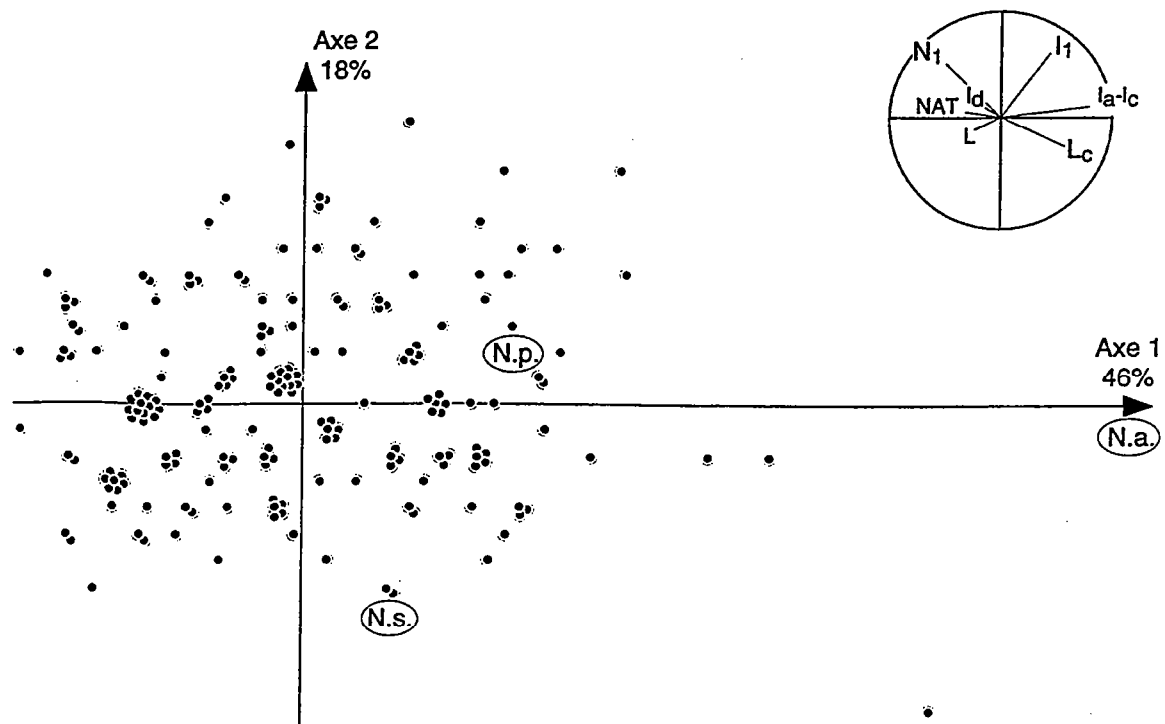


Fig. 37.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus (niveau 3 m) sur les axes factoriels 1 et 2 de l'ACP. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ,  $L$ ,  $NAT$ ,  $l_d$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15. Les abréviations N.a., N.s. et N.p. indiquent respectivement *N. acuaria*, *N. sororcula* et *N. pragensis*.

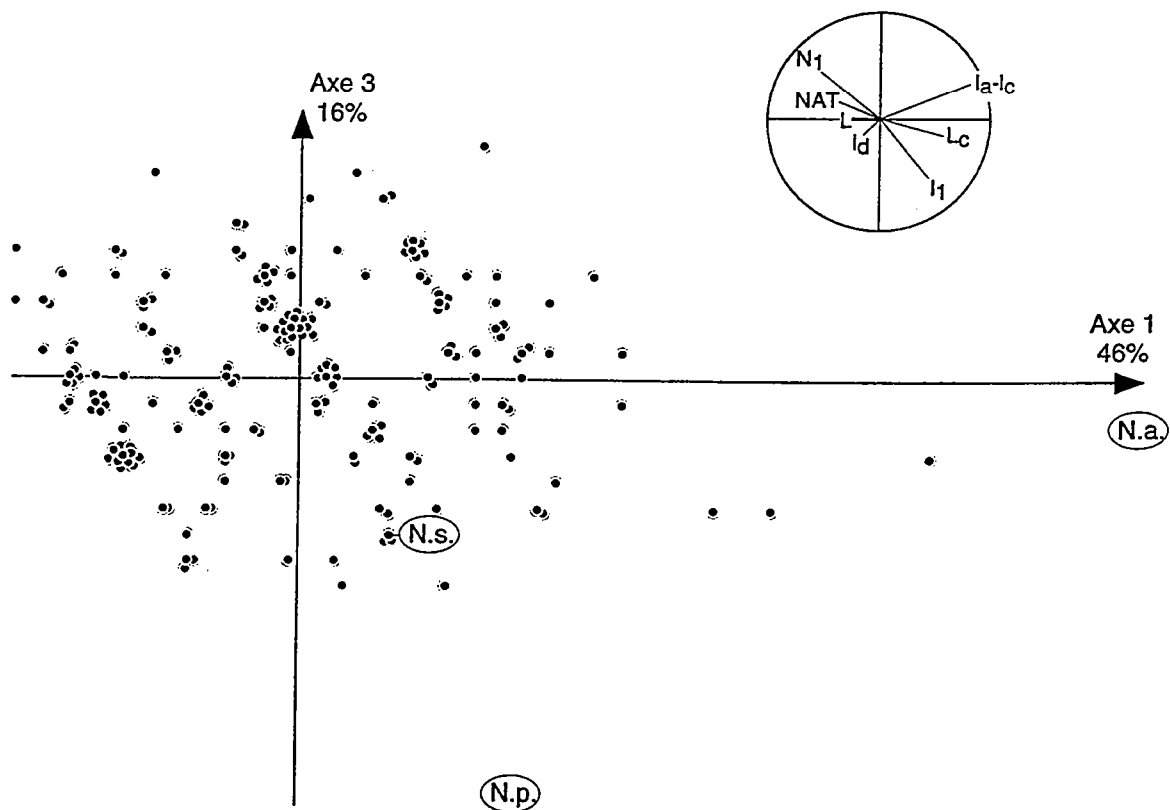


Fig. 38.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus (niveau 3 m) sur les axes factoriels 1 et 3 de l'ACP. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ,  $L$ ,  $NAT$ ,  $l_d$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15. Les abréviations N.a., N.s. et N.p. indiquent respectivement *N. acuaria*, *N. sororcula* et *N. pragensis*.

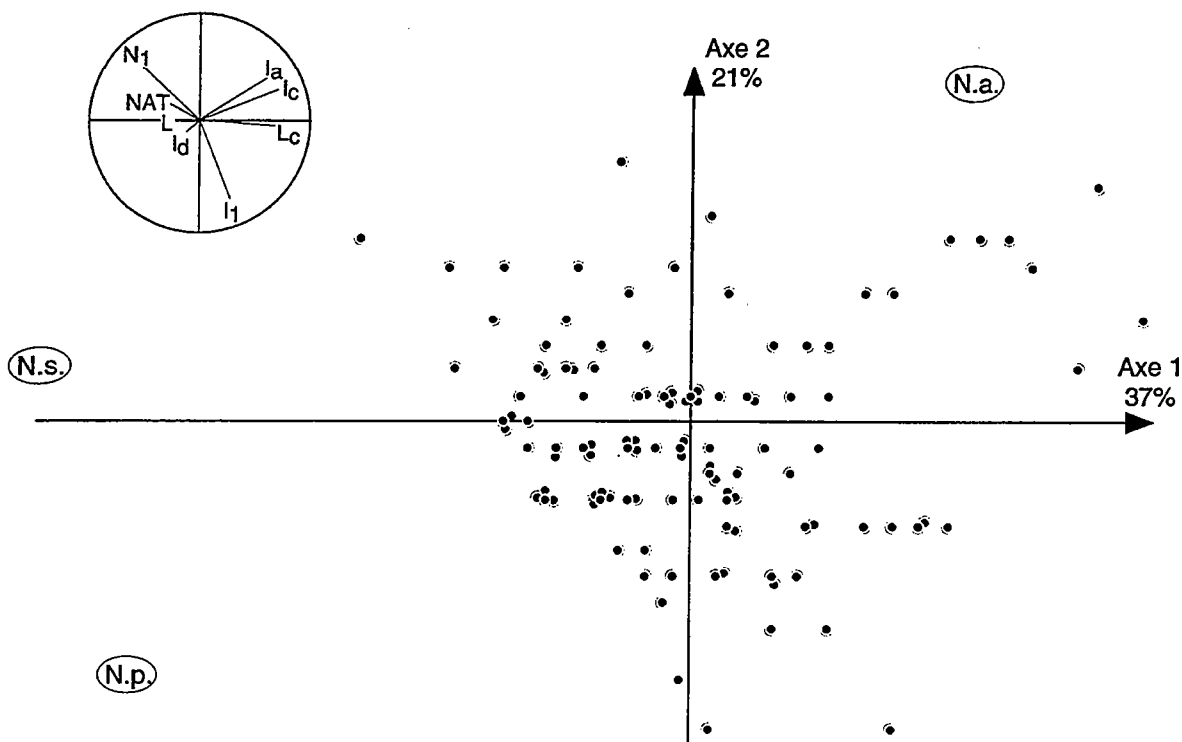


Fig. 39.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus (niveau 8,20 m) sur les axes factoriels 1 et 2 de l'ACP. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ,  $L$ ,  $NAT$ ,  $l_d$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15. Les abréviations N.a., N.s. et N.p. indiquent respectivement *N. acuaria*, *N. sororcula* et *N. pragensis*.

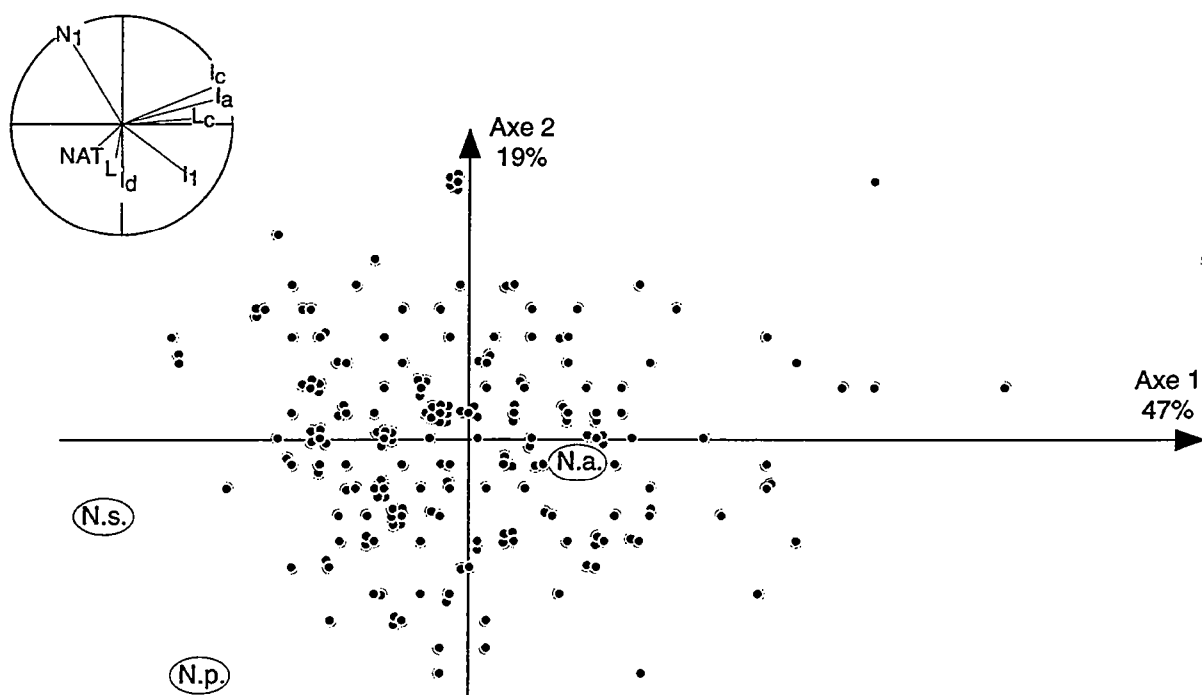


Fig. 40.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus (niveau 91 m) sur les axes factoriels 1 et 2 de l'ACP. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ,  $L$ ,  $NAT$ ,  $l_d$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15. Les abréviations N.a., N.s. et N.p. indiquent respectivement *N. acuaria*, *N. sororcula* et *N. pragensis*.

### *Étude des individus*

Les spécimens du niveau stratigraphique 91 m ( $n=205$ ) sont dans l'ensemble bien représentés dans la plan factoriel 1-2 avec la moitié des individus présentant une somme des cosinus carrés supérieure à 0,50 sur les deux premiers axes (Fig. 40). Un sous-ensemble de sept individus, projetés sur le côté positif de l'axe 1, se sépare du reste des spécimens. Ces spécimens se caractérisent par une chambre initiale de grande largeur.

Des trois individus supplémentaires, seule, *N. acuaria* est projetée à l'intérieur du nuage de points. Elle est bien représentée sur l'axe 3 qui n'est pas illustré ici. Les deux autres espèces, *N. sororcula* et *N. pragensis*, se trouvent un peu à l'écart de l'ensemble des individus (Fig. 40). La représentation de ces deux spécimens est bonne sur l'axe 1, mais, à l'inverse du sous-ensemble de sept individus, ils sont représentés sur le côté négatif de l'axe. Ceci résulte de la taille plus réduite de leur chambre initiale (valeurs plus basses pour  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $L_c$ ).

### *Type morphologique*

Au moins deux types morphologiques différents, dont l'un se trouve représenté par un nombre réduit d'individus, sont mis en évidence par cette analyse. Une majorité d'individus est caractérisée par une chambre initiale de taille moyenne, mais plus grande que celle de *N. sororcula* et *N. pragensis*. Le sous-ensemble exprimé sur le côté positif de l'axe est encore plus opposé à ces deux espèces supplémentaires par les valeurs plus élevées ( $l_c$ ,  $l_a$ ,  $L_c$ ) de la chambre initiale. Comme dans les deux précédentes ACP, l'axe 1 représente un gradient dans la taille de la chambre initiale. L'axe 2, sur lequel le sous groupe des 7 individus paraît se différencier (Fig. 40), correspond plutôt aux variations du nombre d'anneaux  $N_1$ .

## **4. Quatrième type morphologique (assemblage du niveau 159 m)**

### *Étude des variables*

Les caractères morphologiques utilisés comme variables actives concernent la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ) ainsi que la largeur et le nombre d'anneaux dans le deuxième intervalle de mesure ( $l_2$ ,  $N_2$ ). Ces deux valeurs ont été ajoutées après une première analyse ACP, pour donner plus de poids aux caractères de largeur et du nombre d'anneaux. Les paramètres liés à la taille de la coquille ( $L$ ,  $l_d$ , NAT) sont toujours introduits comme variables supplémentaires.

Les caractères  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $L_c$  sont très liés à l'axe factoriel 1 qui exprime 36% de l'inertie du nuage (Fig. 41-42). Le nombre d'anneaux ( $N_1$ ,  $N_2$ ) est mieux exprimé sur l'axe 2 (25% de l'inertie). Le troisième axe factoriel (17% de l'inertie) exprime plutôt un gradient de largeur de la coquille (Fig. 42).

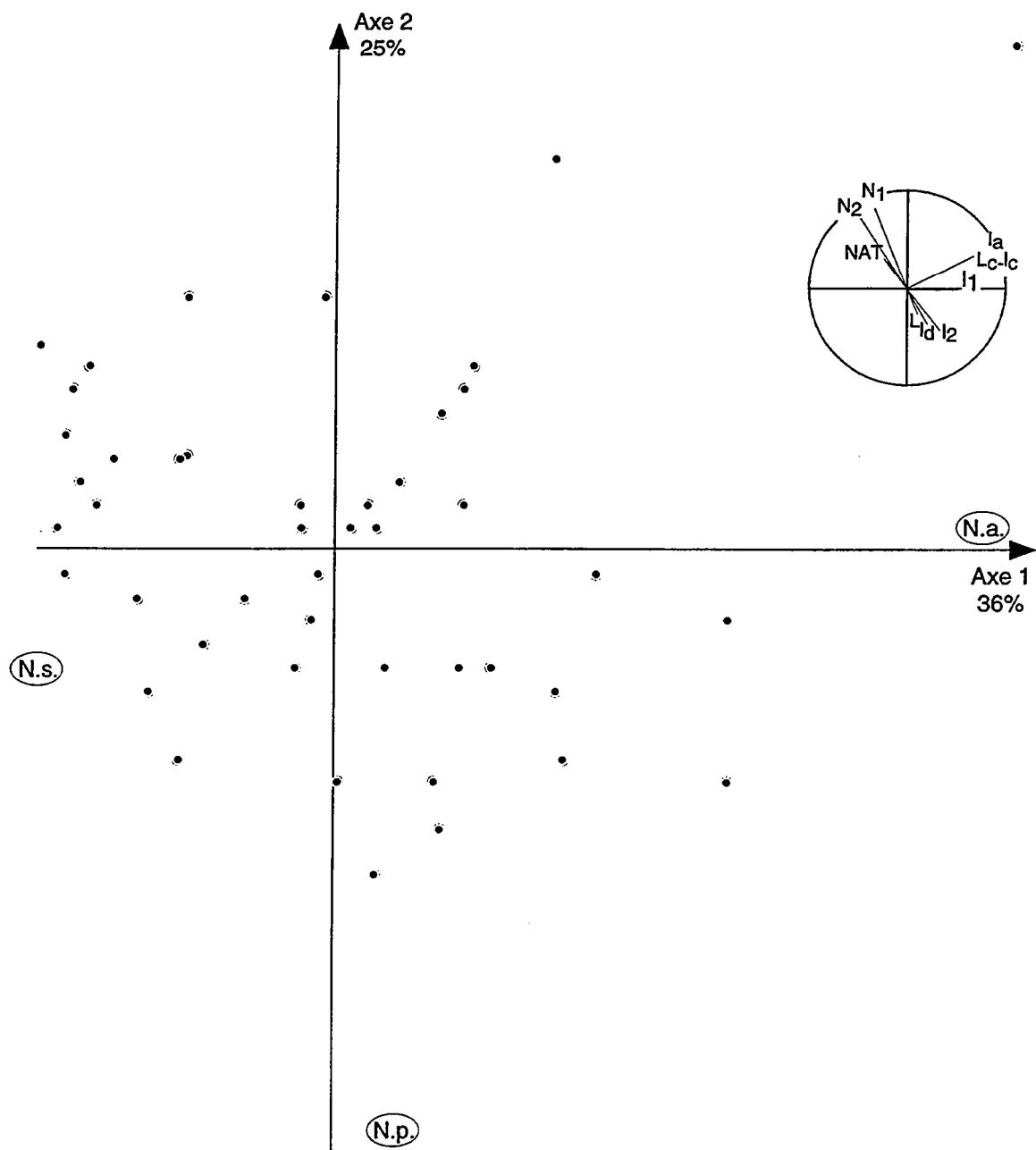


Fig. 41.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus (niveau 159 m) sur les axes factoriels 1 et 2 de l'ACP. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $L$ ,  $NAT$ ,  $l_d$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15. Les abréviations N.a., N.s. et N.p. indiquent respectivement *N. acuaria*, *N. sororcula* et *N. pragensis*.

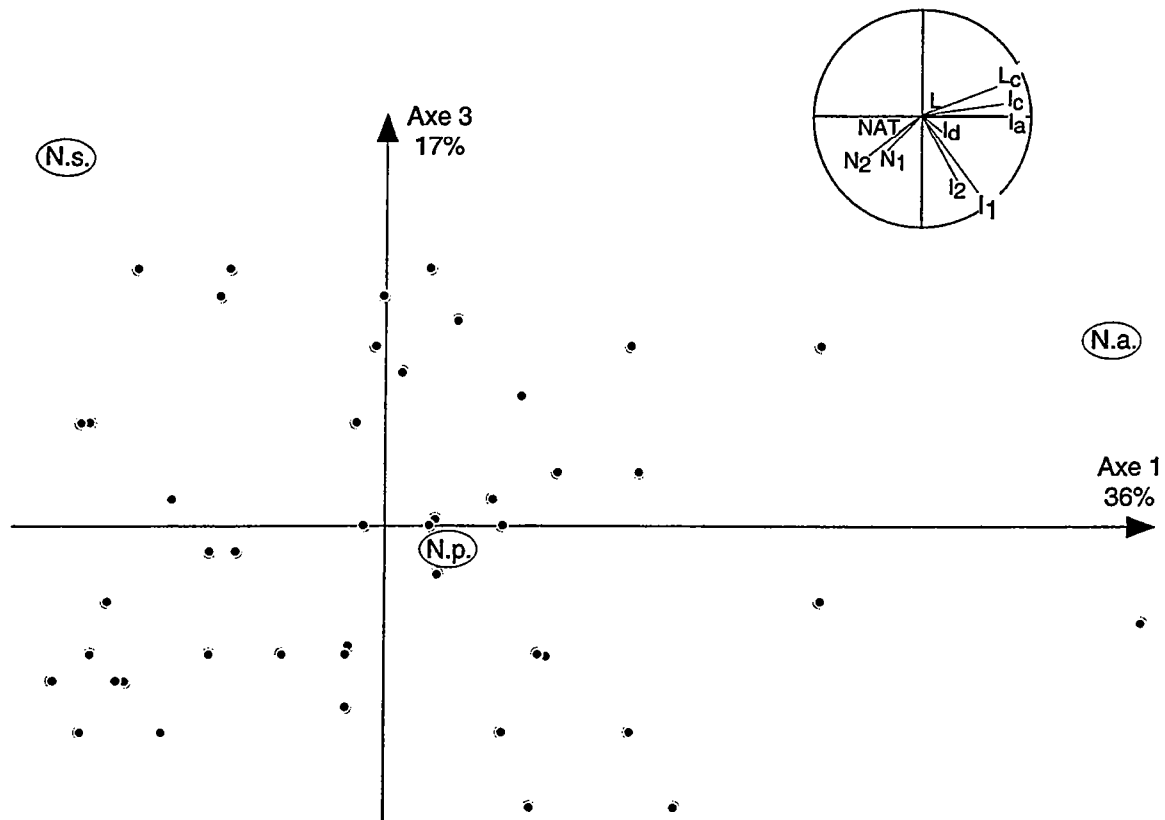


Fig. 42.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus (niveau 159 m) sur les axes factoriels 1 et 3 de l'ACP. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $L$ ,  $NAT$ ,  $l_d$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15. Les abréviations N.a., N.s. et N.p. indiquent respectivement *N. acuaria*, *N. sororcula* et *N. pragensis*.

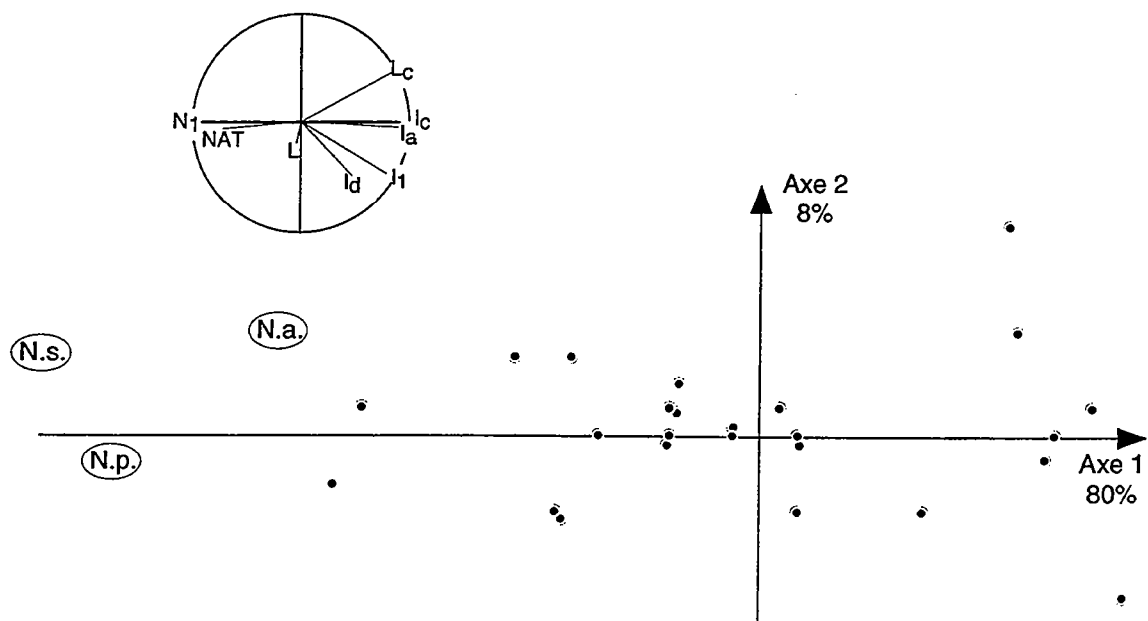


Fig. 43.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus (niveau 163 m) sur les axes factoriels 1 et 2 de l'ACP. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $L$ ,  $NAT$ ,  $l_d$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15. Les abréviations N.a., N.s. et N.p. indiquent respectivement *N. acuaria*, *N. sororcula* et *N. pragensis*.

### *Étude des individus*

La représentation des spécimens du niveau stratigraphique 159 m (n=45) dans la plan factoriel 1-2 est bonne avec environ la moitié des individus présentant une somme des cosinus carrés supérieure à 0,50 sur les deux premiers axes (Fig. 41). De valeurs semblables sont obtenues pour la qualité de représentation des individus sur le plan factoriel 1-3.

Le nuage de points se projette plutôt sur le côté négatif de l'axe 1 qui correspond à des valeurs petites pour la chambre initiale. La seule exception est représentée par deux individus, très liés à l'axe 2 qui correspond au caractère "anneaux". D'ailleurs, certains spécimens sont très bien projetés sur le côté positif de l'axe 2, indiquant ainsi l'importance des anneaux. La projection du nuage de points dans le plan factoriel 1-3 montre une certaine séparation des individus sur la base des largeurs  $l_1$ ,  $l_2$ .

Les trois individus supplémentaires, utilisés comme points repères, sont projetés assez loin du nuage de points, à exception de *N. sororcula*, caractérisée par une taille réduite de sa chambre initiale. *N. acuaria* est bien exprimée sur l'axe 1, alors que *N. pragensis* est représentée sur le côté négatif de l'axe 2, en opposition avec les spécimens pourvus d'anneaux plus nombreux.

### *Type morphologique*

Une majorité d'individus du niveau 159 m se caractérise par une chambre initiale petite et un nombre d'anneaux relativement important. Le caractère de largeur ( $l_1$ ) n'apparaît pas particulièrement discriminant chez ces individus.

## **5. Cinquième type morphologique (assemblage du niveau 163 m)**

### *Étude des variables*

Tous les caractères morphologiques mesurés dans la région apicale de la coquille ( $l_c$ ,  $l_a$ ,  $N_1$ ,  $l_1$ ,  $L_c$ ) sont bien représentés par l'axe factoriel 1 qui exprime 81% de l'inertie du nuage (Fig. 43). Les caractères morphologiques ont été indiqués en ordre décroissant de corrélation avec l'axe 1. Le premier axe factoriel oppose toutes les valeurs de largeurs ( $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $L_c$ ) au nombre d'anneaux  $N_1$ .

### *Étude des individus*

Les spécimens du niveau stratigraphique 163 m (n=26) sont bien représentés dans l'axe factoriel 1 avec les 2/3 des individus qui présentent une somme des cosinus carrés supérieure à 0,50 (Fig. 43). La projection du nuage de points est principalement répartie sur le côté positif de l'axe 1 qui caractérise des régions initiales de grande largeur ( $l_a$ ) et des anneaux peu nombreux.

Les trois individus supplémentaires sont tous bien représentés dans le côté négatif de l'axe 1, indiquant une coquille moins large ( $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $L_c$ ) et un plus grand nombre d'anneaux ( $N_1$ ).

#### *Type morphologique*

Les spécimens du niveau 163 m se différencient nettement des trois espèces-repères ainsi que des morphologies observées dans les autres niveaux. La coquille se caractérise par une chambre initiale grande, un accroissement important de la largeur ( $l_1$ ) et un nombre d'anneaux ( $N_1$ ) réduit. Il s'agit selon toute vraisemblance d'une nouvelle espèce (voir Chap. VI, Systématique).

### **6. Bilan des analyses**

Le traitement statistique des données montre que les paramètres mesurés sur les caractères morphologiques de la coquille (Fig. 15) suffisaient largement à caractériser la morphologie des différentes formes de *Nowakia* de la coupe de Cerná rokle. Les caractères morphologiques les plus distinctifs sont situés dans la région apicale de la coquille : chambre initiale et les premiers stades de croissance ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ) (Fig. 15). L'utilisation d'autres paramètres comme la largeur ( $l_2$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_2$ ) dans le deuxième intervalle de mesure se révèle parfois utile.

Des variations morphologiques sont clairement exprimées dans les assemblages mesurés. Elles se traduisent à deux niveaux.

- A l'échelle de la coupe, les 38 assemblages de *Nowakia* montrent des changements dans la morphologie de la coquille. Une telle variation était déjà perceptible dans les valeurs moyennes des variables mesurées (Fig. 21-23) et dans les histogrammes de fréquences (Fig. 24-26). La distinction de types morphologiques différents au cours du temps implique des innovations chez le genre *Nowakia*, durant la Praguien.

- Au sein d'un même assemblage, correspondant à un niveau stratigraphique précis de la coupe, l'observation des variations morphologiques révèle parfois qu'un certain nombre d'individus s'écartent du reste de l'assemblage (Fig. 40-41). L'évaluation de la valeur taxinomique de telles anomalies morphologiques, au sein du genre *Nowakia*, nécessite des analyses complémentaires qui sont développées ci dessous et dans le Chapitre VI (Systématique).

## **ANALYSE DISCRIMINANTE : INDIVIDUALISATION DE GROUPES D'INDIVIDUS ET SIGNIFICATION TAXINOMIQUE**

L'utilisation de l'analyse discriminante permet de caractériser, de façon statistique et en fonction des leurs différentes morphologies, la quasi-totalité des 3000 individus du genre *Nowakia* mesurés dans la coupe de Cerná rokle. Les résultats des analyses statistiques précédentes, en particulier l'analyse bivariée et l'analyse en composantes principales, ont révélés des différences morphologiques entre les spécimens appartenant à un même assemblage, mais aussi entre des assemblages provenant de différents niveaux. L'objectif recherché étant de faire ressortir des critères morphométriques discriminants, les méthodes de l'analyse discriminante (AFD) ont donc été appliquées aux données disponibles.

### **1. Constitution des groupes discriminants**

Le choix des groupes d'individus vise à exprimer la variabilité morphologique mesurée dans le genre *Nowakia*. Deux échantillons d'individus constitué de sept groupes ont été traités avec les méthodes de l'analyse discriminante. Les groupes ont été définis a priori de façon à garder une homogénéité interne ainsi qu'une bonne différenciation. Le choix des individus constituant chaque groupe a été décidé sur la base des résultats de l'analyse bivariée (diagrammes de dispersion, histogrammes de fréquence) qui permettent déjà de repérer les individus ou les niveaux particuliers. Les variables mesurées sur l'ensemble des individus sont au nombre de sept et correspondent aux caractères morphologiques du genre *Nowakia* (Fig. 15) :  $L_c$  et  $l_c$  pour la chambre initiale,  $l_a$ ,  $l_1$  et  $l_2$  pour les largeurs,  $N_1$  et  $N_2$  pour le nombre d'anneaux. La huitième variable représente la modalité du groupe. Les individus dans un groupe ont été choisis pour qu'ils soient bien représentatifs de l'un des morphotypes indiqués par les analyses statistiques précédentes. Le terme de morphotype est utilisé ici alors que la valeur taxinomique des variations morphologiques observées n'a pas encore été démontrée. Celle ci s'avérera, au terme de cette analyse, correspondre au niveau de l'espèce (voir §7).

### **2. Premier échantillon d'individus**

Le premier échantillon, constitué par un nombre total de 143 individus, se caractérise par des spécimens bien typés et provenant, pour chaque groupe, en général d'un seul niveau stratigraphique. Le fait de choisir un seul niveau de provenance pour chaque groupe est basé sur l'observation initiale qu'un certain nombre d'assemblages semblent être monospécifiques ou représentés par un type morphologique précis. Les diagrammes de dispersion et les histogrammes de fréquence (Fig. 24-26 et Fig. 28-33) montrent une certaine homogénéité des individus dans un assemblage pour un caractère morphologique donné comme ceux observés à 3 m, 8,20 m et 86 m. La comparaison entre les assemblages de ces niveaux révèle des différences pour plusieurs caractères morphologiques (Fig. 24-26 et Fig. 28-33).



GROUPES VARIABLES	L <sub>c</sub> mm	l <sub>c</sub> mm	l <sub>a</sub> mm	l <sub>1</sub> mm	l <sub>2</sub> mm	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>
Groupe A	0.11-0.15	0.06-0.07	0.06-0.07	0.10-0.14	0.14-0.20	13-16	6-11
Groupe B	0.17-0.25	0.08-0.10	0.08-0.09	0.12-0.19	0.19-0.27	8-11	3-7
Groupe C	0.12-0.19	0.08-0.11	0.07-0.09	0.12-0.17	0.19-0.26	12-15	6-9
Groupe D	0.12-0.19	0.08-0.12	0.07-0.10	0.12-0.17	0.16-0.22	19	9-11
Groupe E	0.19-0.25	0.10-0.16	0.09-0.14	0.17-0.22	0.22-0.27	9-12	6-8
Groupe F	0.24-0.35	0.14-0.19	0.14-0.19	0.20-0.31	0.22-0.37	5-8	3-7
Groupe G	0.14-0.20	0.08-0.09	0.07-0.08	0.12-0.15	0.19-0.24	13-17	9-12

Fig. 44. - Tableau des caractères morphologiques du premier échantillon d'individus, indiquant les valeurs minimale et maximale pour les six groupes.

GROUPES VARIABLES	L <sub>c</sub> mm	l <sub>c</sub> mm	l <sub>a</sub> mm	l <sub>1</sub> mm	l <sub>2</sub> mm	N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>
Groupe A	0.11-0.17	0.06-0.09	0.06-0.08	0.10-0.14	0.14-0.20	12-17	6-11
Groupe B	0.17-0.25	0.08-0.10	0.07-0.09	0.12-0.19	0.19-0.27	7-12	3-8
Groupe C	0.14-0.22	0.06-0.11	0.07-0.11	0.12-0.22	0.18-0.34	10-16	6-11
Groupe D	0.10-0.20	0.06-0.11	0.06-0.10	0.10-0.17	0.16-0.28	15-22	8-13
Groupe E	0.16-0.25	0.12-0.16	0.09-0.14	0.15-0.23	0.22-0.31	9-14	6-10
Groupe F	0.20-0.37	0.14-0.20	0.14-0.19	0.19-0.31	0.26-0.37	5-8	3-7
Groupe G	0.14-0.20	0.08-0.09	0.07-0.08	0.12-0.15	0.19-0.24	13-17	9-12

Fig. 45. - Tableau des caractères morphologiques du deuxième échantillon d'individus, indiquant les valeurs minimale et maximale pour les six groupes.

Le groupe A, constitué par des individus provenant du niveau 3 m ( $n = 32$ ), représente un morphotype caractérisé par un évasement faible et des anneaux nombreux (Fig. 24-26 et Fig. 28-33). Les individus ont été choisis (Annexe 1, Tab. 4) en fonction de la taille de la région initiale :  $0,11 \leq L_c \leq 0,15$  mm,  $0,06 \leq l_c \leq 0,07$  mm et  $0,06 \leq l_a \leq 0,07$  mm. Les autres caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 44) :  $0,10 \leq l_1 \leq 0,14$  mm,  $0,14 \leq l_2 \leq 0,20$  mm et  $13 \leq N_1 \leq 16$  et  $6 \leq N_2 \leq 11$ .

Le groupe B, constitué par des individus provenant du niveau 8,20 m ( $n = 32$ ), représente un morphotype caractérisé par des anneaux peu nombreux (Fig. 24-26 et Fig. 28-33). Les individus ont été choisis (Appendice 1, Tab. 4) en fonction d'un nombre d'anneaux  $N_1$  inférieur à 11 :  $8 \leq N_1 \leq 11$  et  $3 \leq N_2 \leq 7$ . Les autres caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 44) :  $0,17 \leq L_c \leq 0,25$  mm,  $0,08 \leq l_c \leq 0,10$  mm,  $0,08 \leq l_a \leq 0,09$  mm,  $0,12 \leq l_1 \leq 0,19$  mm,  $0,19 \leq l_2 \leq 0,27$  mm.

Le groupe C, constitué par des individus provenant du niveau 86 m ( $n = 32$ ), représente un morphotype avec des valeurs morphologiques moyennes par rapport à tous les autres morphotypes mesurés dans les assemblages de Dacryoconarides de la coupe de Cerná rokle (Fig. 24-26 et Fig. 28-33). Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 44) :  $0,12 \leq L_c \leq 0,19$  mm,  $0,08 \leq l_c \leq 0,11$  mm,  $0,07 \leq l_a \leq 0,09$  mm,  $0,12 \leq l_1 \leq 0,17$  mm,  $0,19 \leq l_2 \leq 0,26$  mm,  $12 \leq N_1 \leq 15$  et  $6 \leq N_2 \leq 9$ .

Les individus du groupe D, provenant du niveau 159 m ( $n = 10$ ), ont été choisis par le nombre d'anneaux  $N_1$  très élevés  $N_1 \geq 19$  (Fig. 24-26 et Fig. 28-33, Annexe, Tab. 4). Les autres caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 44) :  $9 \leq N_2 \leq 11$ ,  $0,12 \leq L_c \leq 0,19$  mm,  $0,08 \leq l_c \leq 0,12$  mm,  $0,07 \leq l_a \leq 0,10$  mm,  $0,12 \leq l_1 \leq 0,17$  mm,  $0,16 \leq l_2 \leq 0,22$  mm.

Le groupe E, constitué par des individus provenant en grande partie du niveau 163 m et un seul du niveau 163,30 m ( $n = 10$ ), représente un morphotype caractérisé par des anneaux peu nombreux et une taille de la région initiale grande (Fig. 24-26 et Fig. 28-33; Annexe 1, Tab. 4) :  $9 \leq N_1 \leq 12$  et  $6 \leq N_2 \leq 8$ ,  $0,19 \leq L_c \leq 0,25$  mm,  $0,10 \leq l_c \leq 0,16$  mm,  $0,09 \leq l_a \leq 0,14$  mm. Les autres caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 44) :  $0,17 \leq l_1 \leq 0,22$  mm,  $0,22 \leq l_2 \leq 0,27$  mm.

Le groupe F, constitué par des individus provenant en grande partie du niveau 163 m et un seul du niveau 163,30 m ( $n = 18$ ), représente un morphotype caractérisé par des anneaux très peu nombreux et une taille de la région initiale très grande (Fig. 24-26 et Fig. 28-33; Annexe, Tab. 4) :  $5 \leq N_1 \leq 8$  et  $3 \leq N_2 \leq 7$ ,  $0,24 \leq L_c \leq 0,35$  mm,  $0,14 \leq l_c \leq 0,19$  mm,  $0,14 \leq l_a \leq 0,19$  mm. Les autres caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 44) :  $0,20 \leq l_1 \leq 0,31$  mm,  $0,22 \leq l_2 \leq 0,37$  mm.

Un septième groupe G a été parfois pris en considération pour un type morphologique très rare (un seul individu dans la coupe), qui se différencie par la présence d'anneaux plus forts alternants avec des anneaux plus fins dans la région distale. L'ensemble de ces caractères morphologiques distingue en littérature l'espèce *Peneauia biannulata*. Les individus choisis

pour la constitution de ce groupe ( $n = 9$ ) proviennent de St.-Julien-La-Fresnaye (Massif armoricain), proche de la localité type de *Peneauia biannulata*, auxquels est adjoint le seul individu de Cerná rokle. Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 44) :  $0,14 \leq L_c \leq 0,20$  mm,  $0,08 \leq l_c \leq 0,09$  mm,  $0,07 \leq l_a \leq 0,08$  mm,  $0,12 \leq l_1 \leq 0,15$  mm,  $0,19 \leq l_2 \leq 0,24$  mm,  $13 \leq N_1 \leq 17$  et  $9 \leq N_2 \leq 12$ .

### 3. Deuxième échantillon d'individus

Le deuxième échantillon d'individus (Annexe, Tab. 5) est constitué par un plus grand nombre des spécimens ( $n = 436$  pour six groupes d'individus;  $n = 445$  pour sept groupes d'individus), qui ont été choisis pour mieux représenter la variabilité morphologique du groupe ou plutôt de l'espèce présumée. Les groupes de ce deuxième échantillon d'individus représentent les mêmes types morphologiques que le premier échantillon. Le choix des individus a été fait en tenant compte des résultats des analyses sur le premier échantillon, en modifiant parfois les limites choisies précédemment pour considérer l'ensemble des spécimens du genre *Nowakia* mesurés. Une autre différence par rapport au premier échantillon d'individus est donnée par l'introduction d'un neuvième variable  $N$ , qui en réalité est la somme de  $N_1$  et  $N_2$ .

Le groupe A ( $n = 86$ ) est constitué par des individus provenant du seul niveau 3 m; le critère suivi a été cette fois de considérer des spécimens avec des valeurs de  $l_a \leq 0,08$  mm. Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 45) :  $0,11 \leq L_c \leq 0,17$  mm,  $0,06 \leq l_c \leq 0,09$  mm,  $0,06 \leq l_a \leq 0,08$  mm,  $0,10 \leq l_1 \leq 0,14$  mm,  $0,14 \leq l_2 \leq 0,20$  mm et  $12 \leq N_1 \leq 17$  et  $6 \leq N_2 \leq 11$ .

Le groupe B ( $n = 84$ ) est constitué par des individus provenant des niveaux 8,20 m ( $n = 80$ ) et 10,70 m ( $n = 4$ ); ces quatre derniers individus, bien représentatifs de la morphologie du groupe B, ont été choisis pour leur valeur  $N_1 \leq 12$ . Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 45) :  $0,17 \leq L_c \leq 0,25$  mm,  $0,08 \leq l_c \leq 0,10$  mm,  $0,07 \leq l_a \leq 0,09$  mm,  $0,12 \leq l_1 \leq 0,19$  mm,  $0,19 \leq l_2 \leq 0,27$  mm,  $7 \leq N_1 \leq 12$  et  $3 \leq N_2 \leq 8$ .

Le groupe C ( $n = 115$ ) représente un type morphologique moyen et pour mieux le définir on a considéré les individus provenant des niveaux suivants 71,80 m ( $n = 14$ ), 86 m ( $n = 6$ ), 91 m ( $n = 46$ ), 97,65 m ( $n = 49$ ). Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 45) :  $0,14 \leq L_c \leq 0,22$  mm,  $0,06 \leq l_c \leq 0,11$  mm,  $0,07 \leq l_a \leq 0,11$  mm,  $0,12 \leq l_1 \leq 0,22$  mm,  $0,18 \leq l_2 \leq 0,34$  mm,  $10 \leq N_1 \leq 16$  et  $6 \leq N_2 \leq 11$ .

Les individus du groupe D ( $n = 84$ ) ont été choisis en fonction d'un nombre important d'anneaux dans le premier millimètre de mesure. Les spécimens proviennent de tous les niveaux où ce type morphologique pourvu de beaucoup d'anneaux est présent : 71,60 m ( $n = 1$ ), 71,80 m ( $n = 1$ ), 86 m ( $n = 2$ ), 91 m ( $n = 1$ ), 97,65 m ( $n = 3$ ), 131 m ( $n = 21$ ), 132,80 m ( $n = 6$ ), 142,30 m ( $n = 17$ ), 150,70 m ( $n = 3$ ), 151,30 m ( $n = 5$ ), 153,70 m ( $n = 3$ ), 154,20 m ( $n = 4$ ), 155 m ( $n = 3$ ), 157,70 m ( $n = 2$ ), 159 m ( $n = 8$ ), 159,35 m ( $n = 3$ ), 159,50 m ( $n = 1$ ).

Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 45) :  $0,10 \leq L_c \leq 0,20$  mm,  $0,06 \leq l_c \leq 0,11$  mm,  $0,06 \leq l_a \leq 0,10$  mm,  $0,10 \leq l_1 \leq 0,17$  mm,  $0,16 \leq l_2 \leq 0,28$  mm,  $15 \leq N_1 \leq 22$ ,  $8 \leq N_2 \leq 13$ .

Le groupe E (n = 42) est constitué par des individus caractérisés par  $l_c \geq 0,12$  mm et  $N_1 \geq 9$ , qui proviennent des niveaux : 36,80 m (n = 2), 69 m (n = 1), 71,60 m (n = 1), 71,80 m (n = 1), 86 m (n = 1), 91 m (n = 12), 97,65 m (n = 11), 155 m (n = 1), 159,35 m (n = 1), 159,50 m (n = 1), 163 m (n = 9), 163,30 m (n = 1). Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 45) :  $0,16 \leq L_c \leq 0,25$  mm,  $0,12 \leq l_c \leq 0,16$  mm,  $0,09 \leq l_a \leq 0,14$  mm,  $0,15 \leq l_1 \leq 0,23$  mm,  $0,22 \leq l_2 \leq 0,31$  mm,  $9 \leq N_1 \leq 14$  et  $6 \leq N_2 \leq 10$ .

Le groupe F (n = 25) est constitué par des individus provenant, en grande partie, du niveau 163 m (n = 17) et, en moindre importance, par les niveaux 150,70 m (n = 1), 155 m (n = 2), 157,70 m (n = 4), 163,30 m (n = 1). Les caractères morphologiques sont compris entre les valeurs suivantes (Fig. 45) :  $0,20 \leq L_c \leq 0,37$  mm,  $0,14 \leq l_c \leq 0,20$  mm,  $0,14 \leq l_a \leq 0,19$  mm,  $0,19 \leq l_1 \leq 0,31$  mm,  $0,26 \leq l_2 \leq 0,37$  mm,  $5 \leq N_1 \leq 8$  et  $3 \leq N_2 \leq 7$ .

Le groupe G est constitué par le même individu que dans le premier échantillon et donc les caractères morphologiques sont compris dans les mêmes intervalles de valeurs.

#### 4. Remarques sur la constitution des groupes discriminants

Un des premiers objectifs prévu est de tester, avec une méthode factorielle, la validité des groupes d'individus ainsi définis en fonction de la morphologie. Une correspondance entre groupes et niveau taxinomique reste aussi à préciser. Les résultats des analyses statistiques vont fournir des éléments utiles à la décision.

Le choix a priori de groupes d'individus nécessite déjà une bonne connaissance de la population mesurée. Il s'agit de définir le nombre et la nature soit des types morphologiques présumés, soit des variables morphologiques; la réunion de ces paramètres devrait permettre une bonne discrimination de l'ensemble des individus. Les analyses bivariées permettent de souligner différents types morphologiques, caractérisés en général par une ou deux particularités comme une région apicale plus large ou plus étroite que la moyenne, des anneaux denses ou peu nombreux. Le nombre et le choix des variables morphologiques nécessitent une réflexion attentive : plus le nombre des variables brutes est important, plus l'information est couverte par du "bruit". L'analyse en composantes principales permet d'évaluer l'importance des groupes de variables, liées entre elles, qui expriment au mieux les individus considérés. L'attribution des individus aux différents groupes peut parfois être limitée par la petite taille des spécimens ainsi que par le nombre réduit d'individus qui présentent une morphologie déterminée. L'effectif d'un groupe s'en trouve donc limité, comme dans le cas des groupes E et F.

## 5. Validité des groupes d'individus : analyse factorielle discriminante avec le programme STATITCF

Les principaux paramètres utilisés pour évaluer la validité de l'analyse discriminante sont : l'inertie des axes factoriels, la qualité de représentation des variables et des individus, la distance de Mahalanobis ( $D^2$ ) entre les groupes. Plusieurs analyses discriminantes ont été faites à partir de deux échantillons d'individus, soit en prenant tous les groupes et variables, soit en examinant successivement les relations entre deux groupes. Une sélection des analyses factorielles discriminantes faite sur STATITCF est présentée pour montrer les plus significatives dans la démarche suivie. Chacune des analyses exposées dans la suite contribue à une meilleure compréhension des données de départ.

### *Le premier échantillon d'individus*

En ce qui concerne le premier échantillon d'individus, cinq analyses discriminantes sont présentées pour bien mettre en valeur toutes les informations contenues dans les données. La première analyse concerne l'échantillon simple avec 143 individus, 7 groupes et 8 variables. La distance de Mahalanobis est calculée entre chaque groupe (Fig. 46); le groupe D est aussi distant du groupe B que du groupe F, alors que les deux groupes E et F sont les plus proches de tous.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9043	0,0219	0,0469
$I_c$	0,7230	0,2021	0,0708
$I_a$	0,7657	0,2288	0,0048
$I_1$	0,8385	0,1440	0,0102
$I_2$	0,7436	0,0271	0,2264
$N_1$	0,8992	0,0976	0,0003
$N_2$	0,7454	0,1875	0,0283

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,2411	0,0131	0,6460
B	0,0825	0,7960	0,0091
C	0,1528	0,0002	0,6739
D	0,2538	0,4522	0,0136
E	0,4195	0,3441	0,0435
F	0,7808	0,2005	0,0024
G	0,1125	0,0972	0,0118

b)

Groupes	A	B	C	D	E	F	G
A	0,0000						
B	2,3764	0,0000					
C	2,3512	2,3013	0,0000				
D	3,0470	3,7765	2,8374	0,0000			
E	2,2400	2,4535	2,3237	3,0040	0,0000		
F	3,1949	3,0117	3,0718	3,7766	1,4454	0,0000	
G	2,5079	2,9340	2,6116	2,7686	2,3133	3,4107	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	D	E	F	G
A	32	-	-	-	-	-	-
B	-	32	-	-	-	-	-
C	-	-	31	-	-	-	1
D	-	-	-	10	-	-	-
E	-	1	-	-	7	1	1
F	-	-	-	-	4	14	-
G	1	-	-	1	-	-	7

d)

Fig. 46. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (1<sup>er</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

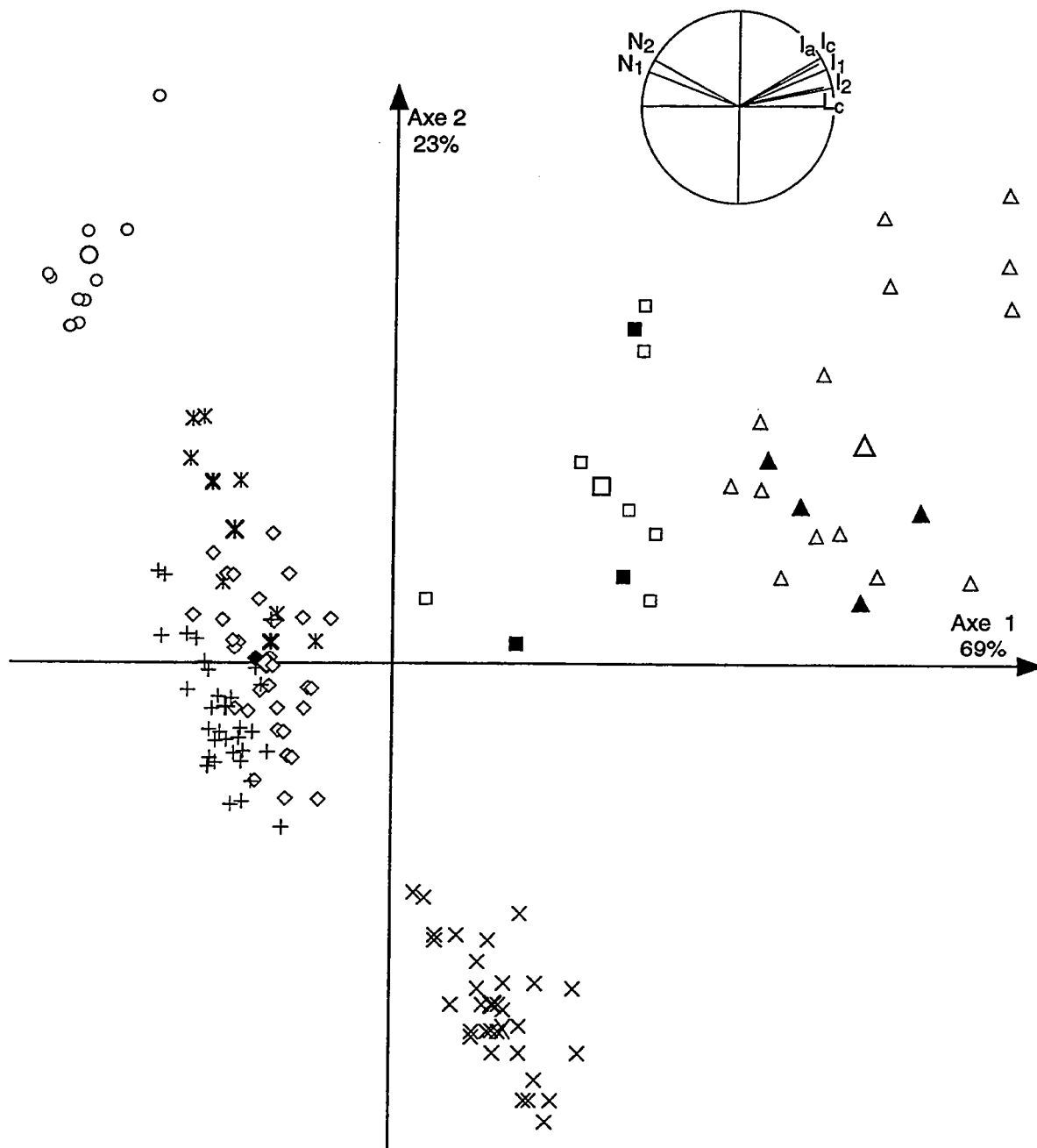


Fig. 47. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du premier échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Groupe A : centre de gravité  $\cdot$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\diamond$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ . Groupe G : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ .

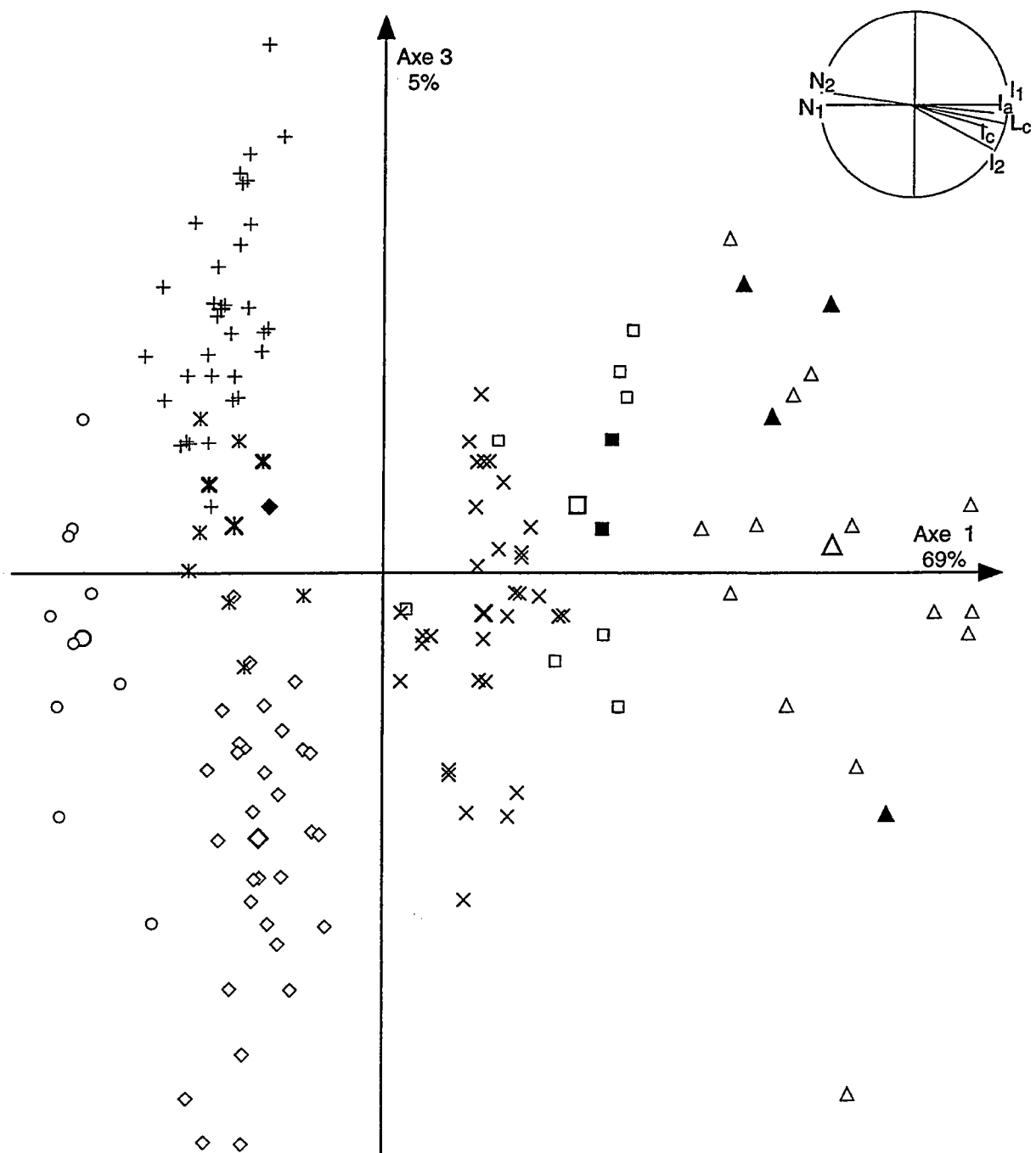


Fig. 48.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus du premier échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 3. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ . Groupe G : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ .

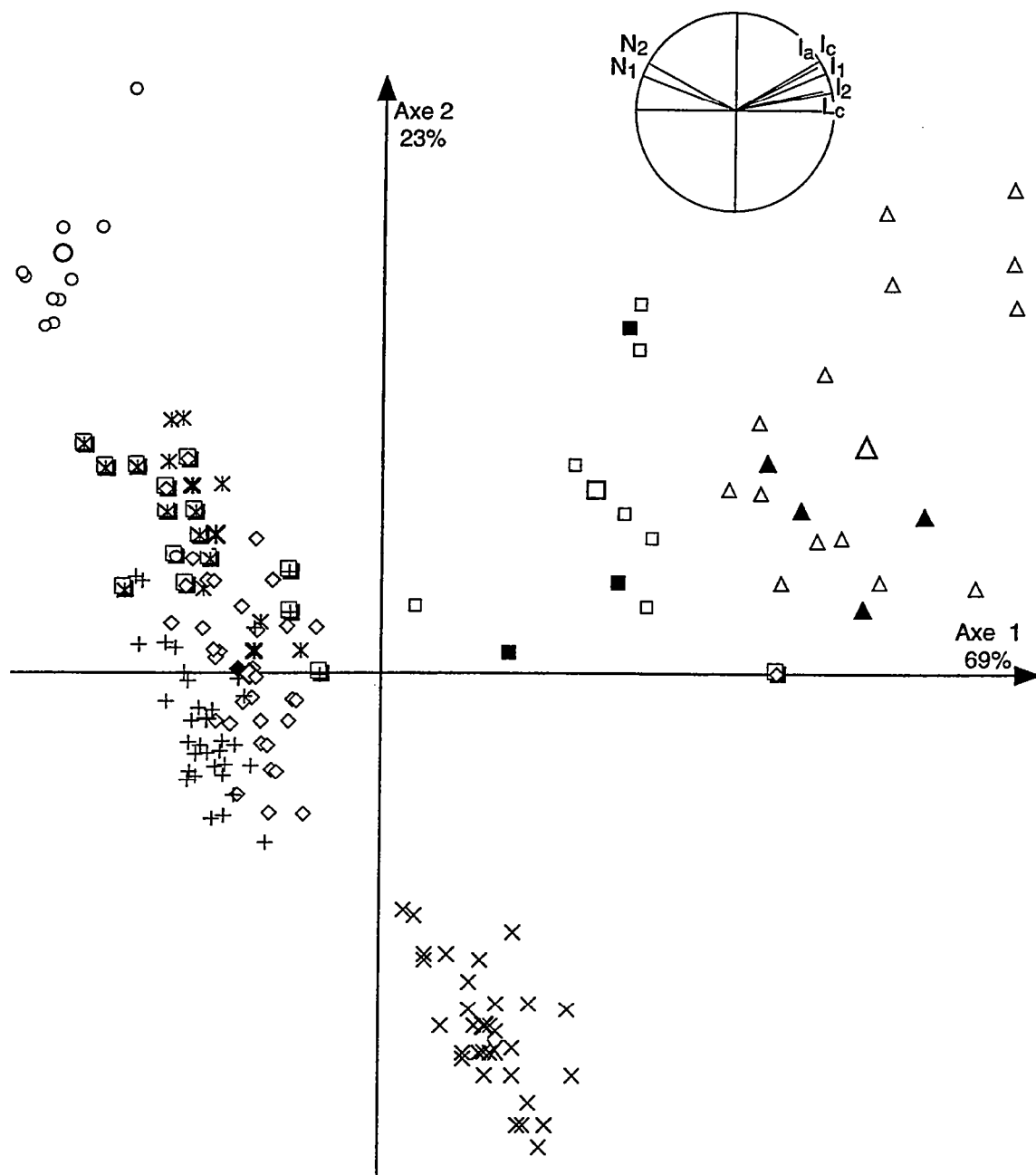


Fig. 49. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du premier échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de Fig. 15 et les individus sont représentés par les mêmes symboles que dans la Fig. 68. Les individus supplémentaires ( $n=16$ ) proviennent du niveau 157,70 m et sont indiqués par  $\square$  avec à l'intérieur le symbole du groupe d'affectation.



Chaque variable ainsi que chaque individu sont définis par les coordonnées sur les axes discriminants et le paramètre du cosinus carré, qui exprime la qualité de leur représentation. Le tableau d'appartenance (Fig. 46d) résume l'attribution de chaque individu au groupe le plus proche en fonction de la distance de Mahalanobis. Les deux premiers axes factoriels réunissent plus de 90% de l'inertie, avec presque 70% dans l'axe 1 sur lequel l'ensemble des variables est bien exprimé (Fig. 47). Le plan factoriel constitué par les axes 1 et 3 présente 74% de l'inertie et il apporte ici une meilleure compréhension de la distribution des individus dans le nuage (Fig. 48). Le pourcentage de bien classés est égal à 93%, mais dix spécimens sont mal classés, c'est à dire classés dans un autre groupe que leur groupe d'appartenance (Fig. 46d). Une observation plus attentive indique en général une mauvaise qualité de représentation de ces individus sur le plan factoriel, mais aussi une certaine proximité des centres de gravité des groupes (Fig. 46). Les individus du groupe G semblent recouvrir en partie les groupes A et C sur le plan factoriel 1 et 2 (Fig. 47) mais, en réalité, cette représentation est due à la projection sur le plan des points dans l'espace comme l'indique bien la représentation des nuages des individus sur l'autre plan factoriel, constitué par les axes 1 et 3 (Fig. 48). En raison des résultats assez satisfaisants, on a répété cette analyse en introduisant des individus supplémentaires provenant du niveau 157,70 m ( $n = 16$ ) et définis par les sept mêmes variables morphologiques mesurées, mais sans attribution a priori à un groupe. Ces individus supplémentaires sont projetés sur les mêmes plans factoriels et affectés au centre du groupe le plus proche en fonction de la distance de Mahalanobis (Fig. 49).

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9154	0,0239	0,0513
$I_c$	0,6975	0,2286	0,0699
$I_a$	0,7428	0,2519	0,0046
$I_1$	0,8164	0,1663	0,0103
$I_2$	0,7345	0,0341	0,2313
$N_1$	0,9173	0,0812	0,0002
$N_2$	0,7832	0,1620	0,0287

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,2707	0,0080	0,6680
B	0,0837	0,7795	0,0110
C	0,1824	0,0012	0,6476
D	0,2741	0,4525	0,0101
E	0,3359	0,3660	0,0409
F	0,7565	0,2233	0,0030

b)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	0,0000					
B	2,3277	0,0000				
C	2,2873	2,2385	0,0000			
D	3,0672	3,7876	2,9004	0,0000		
E	2,1954	2,4213	2,2823	2,9790	0,0000	
F	3,1118	2,9184	2,9843	3,8050	1,4941	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	32	-	-	-	-	-
B	-	32	-	-	-	-
C	-	-	31	-	1	-
D	-	-	-	10	-	-
E	-	1	-	-	8	1
F	-	-	-	-	6	12

d)

Fig. 50. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (1<sup>er</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

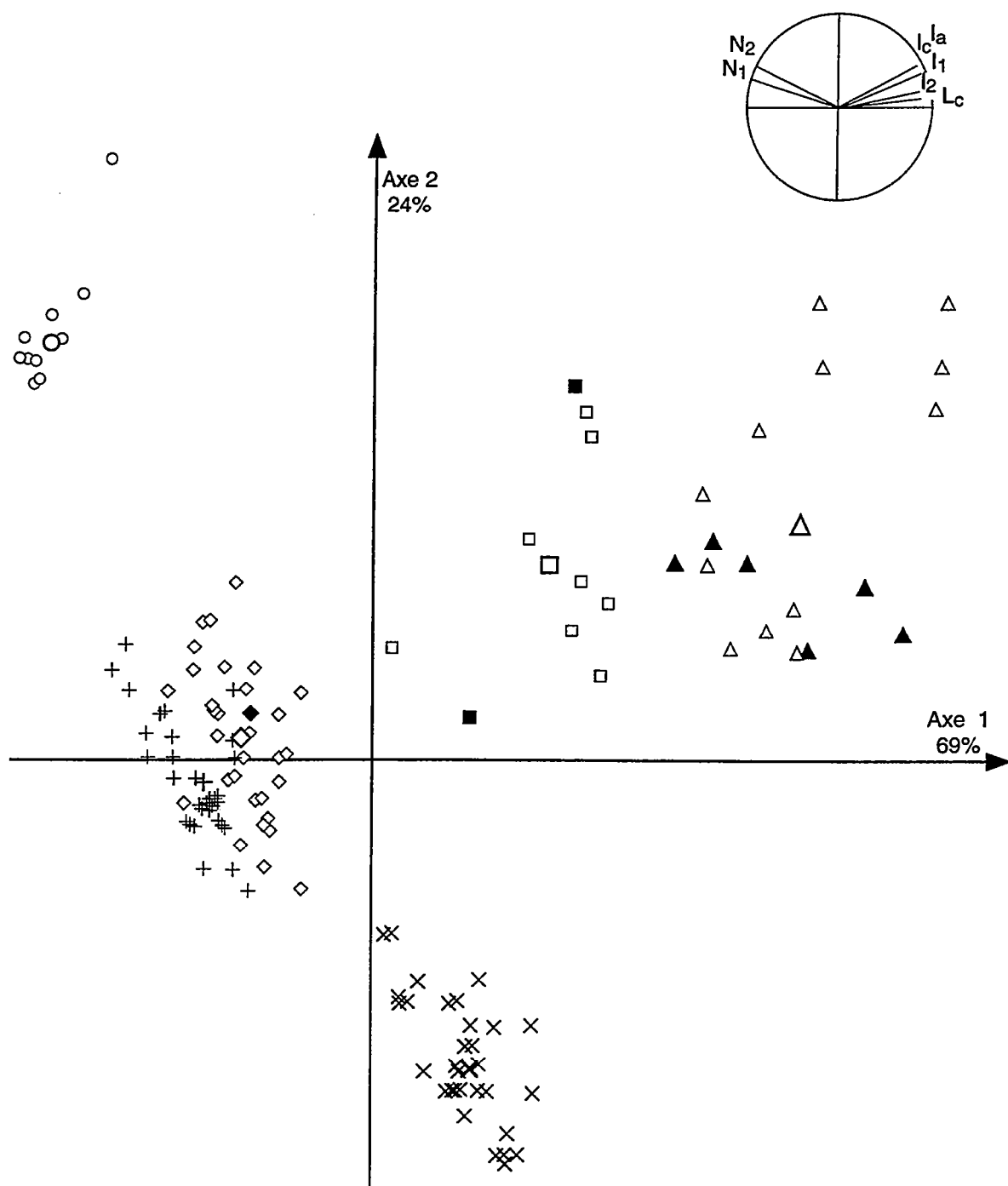


Fig. 51. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du premier échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $I_c$ ,  $I_a$ ,  $I_1$ ,  $I_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ .

Une telle représentation montre la difficulté de fixer des limites entre les nuages d'individus et la difficulté d'application de cette méthode à un plus grand nombre d'individus. La présence d'individus supplémentaires révèle une extension plus large des nuages relatifs aux groupes; l'attribution de ces individus aux différents groupes nécessite d'être confirmée par des analyses ultérieures.

Le groupe G, différent des autres par sa constitution, est exclu de l'échantillon traité pour tester son influence sur les autres groupes. La première analyse a été faite en éliminant tous les spécimens du groupe G; le nombre des individus à traiter est donc réduit à 134. Les distances de Mahalanobis entre les groupes ainsi que le tableau d'appartenance sont très peu modifiés (Fig. 50). La projection sur les axes factoriels reste pratiquement inchangée (Fig. 51) avec 93% de l'inertie sur les premiers deux axes factoriels et un pourcentage d'individus bien classés presque identique (93,3%). Un autre essai a été de garder les spécimens du groupe G, mais de changer volontairement leur groupe d'appartenance : cinq spécimens ont été rapportés au groupe C, et quatre au groupe D (n° 284, 285, 287, 288 Annexe 1 Tab. 4). Les résultats sont analogues à ceux de la première analyse (Fig. 47) en ce qui concerne les distances de Mahalanobis et le tableau d'appartenance (Fig. 52), ainsi que la représentation sur les plans factoriels (Fig. 53). Les spécimens précédemment attribués au groupe G, et maintenant rapportés aux deux autres groupes, s'avèrent bien affectés à leur nouveaux groupes d'appartenance avec un pourcentage total de bien classés très légèrement plus faible (92%). La validité du groupe G reste donc à confirmer par les analyses discriminantes suivantes.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9031	0,0207	0,0602
$I_c$	0,7658	0,1765	0,0500
$I_a$	0,8064	0,1905	0,0019
$I_1$	0,8710	0,1156	0,0083
$I_2$	0,7588	0,0209	0,2182
$N_1$	0,8708	0,1272	0,0007
$N_2$	0,7313	0,2328	0,0260

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,2371	0,0211	0,7069
B	0,0565	0,7801	0,0339
C	0,1936	0,0086	0,5171
D	0,2246	0,4917	0,0126
E	0,4448	0,3156	0,0437
F	0,8242	0,1553	0,0070

b)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	0,0000					
B	2,3764	0,0000				
C	2,1828	2,2331	0,0000			
D	2,8824	3,4979	2,6028	0,0000		
E	2,2400	2,4535	2,1773	2,6997	0,0000	
F	3,1949	3,0117	2,9897	3,6333	1,4454	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	32	-	-	-	-	-
B	-	32	-	-	-	-
C	3	-	32	2	-	-
D	-	-	-	14	-	-
E	-	1	-	-	8	1
F	-	-	-	-	4	14

d)

Fig. 52. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (1<sup>er</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

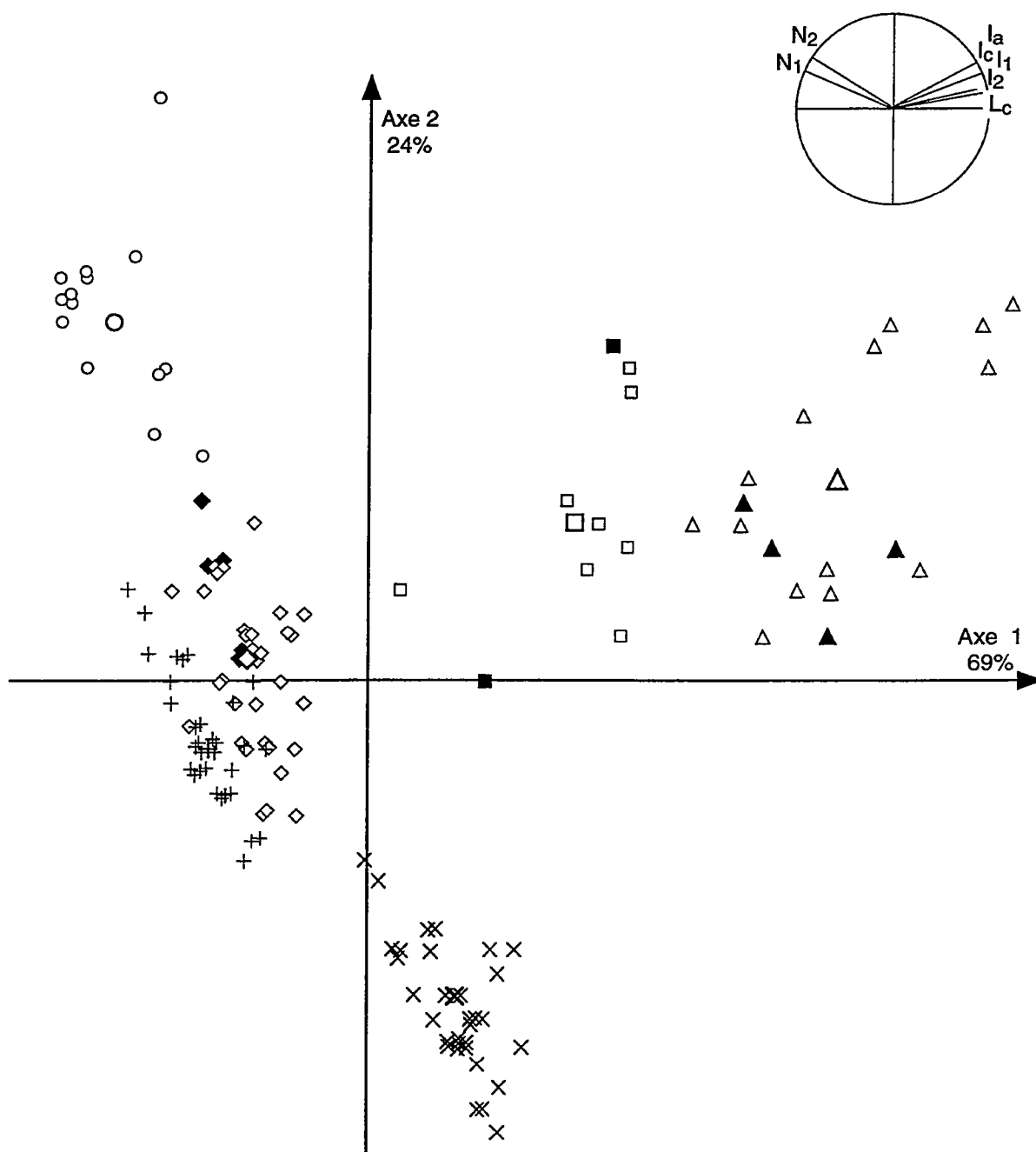


Fig. 53. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du premier échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ .

Un point important à préciser est la signification taxinomique des groupes : il faut donc tester la valeur des différentes morphologies pour voir si elles peuvent correspondre au niveau de l'espèce ou de la sous-espèce. Des individus de *Nowakia richteri*, espèce typique du Dévonien inférieur (Emsien), ont été introduits comme huitième groupe (n = 6) pour tester la validité des groupes précédemment définis. Les distances de Mahalanobis entre ce nouveau groupe R et les autres groupes sont grandes dans l'ensemble, sauf pour le groupe B qui est le plus proche (Fig. 54c). Le tableau d'appartenance (Fig. 54d) montre peu de différences avec les résultats de la première analyse (Fig. 46d) sauf pour les trois individus du groupe B qui sont attribués à R et inversement pour les deux individus du groupe R affectés à B. Les représentations sur les plans factoriels confirment toutes ces informations, avec la projection du nuage d'individus de R proche de la projection de B (Fig. 55). L'introduction d'une espèce de Dacryoconaride d'âge différent montre une certaine validité de ces groupes morphologiques comme espèces. Toutefois, les limites morphologiques entre ces groupes restent encore à tester; dans ce but on va considérer un échantillon plus large, conçu différemment.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
L <sub>c</sub>	0,9106	0,0205	0,0414
I <sub>c</sub>	0,7029	0,2218	0,0689
I <sub>a</sub>	0,7447	0,2495	0,0044
I <sub>1</sub>	0,8425	0,1290	0,0097
I <sub>2</sub>	0,7517	0,0137	0,2027
N <sub>1</sub>	0,9050	0,0913	0,0000
N <sub>2</sub>	0,7601	0,1827	0,0221

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,2735	0,0073	0,6174
B	0,0838	0,8266	0,0056
C	0,1619	0,0003	0,6586
D	0,2609	0,4178	0,0192
E	0,3752	0,4031	0,0490
F	0,7241	0,2475	0,0024
G	0,1263	0,0940	0,0150
R	0,1452	0,1816	0,0023

b)

Groupes	A	B	C	D	E	F	G	R
A	0,0000							
B	2,3063	0,0000						
C	2,3468	2,2358	0,0000					
D	3,0739	3,7659	2,8728	0,0000				
E	2,2422	2,4687	2,3430	3,0280	0,0000			
F	3,2415	3,0457	3,1069	3,8202	1,4641	0,0000		
G	2,4854	2,9610	2,6325	2,7555	2,3473	3,4674	0,0000	
R	3,1467	1,9682	3,0628	3,9274	2,6325	3,2581	2,9762	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	D	E	F	G	R
A	32	-	-	-	-	-	-	-
B	-	29	-	-	-	-	-	3
C	-	-	31	-	-	-	1	-
D	-	-	-	10	-	-	-	-
E	-	1	-	-	6	1	1	1
F	-	-	-	-	4	14	-	-
G	1	-	-	1	-	-	7	0
R	-	2	-	-	-	-	-	4

d)

Fig. 54. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (1<sup>er</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

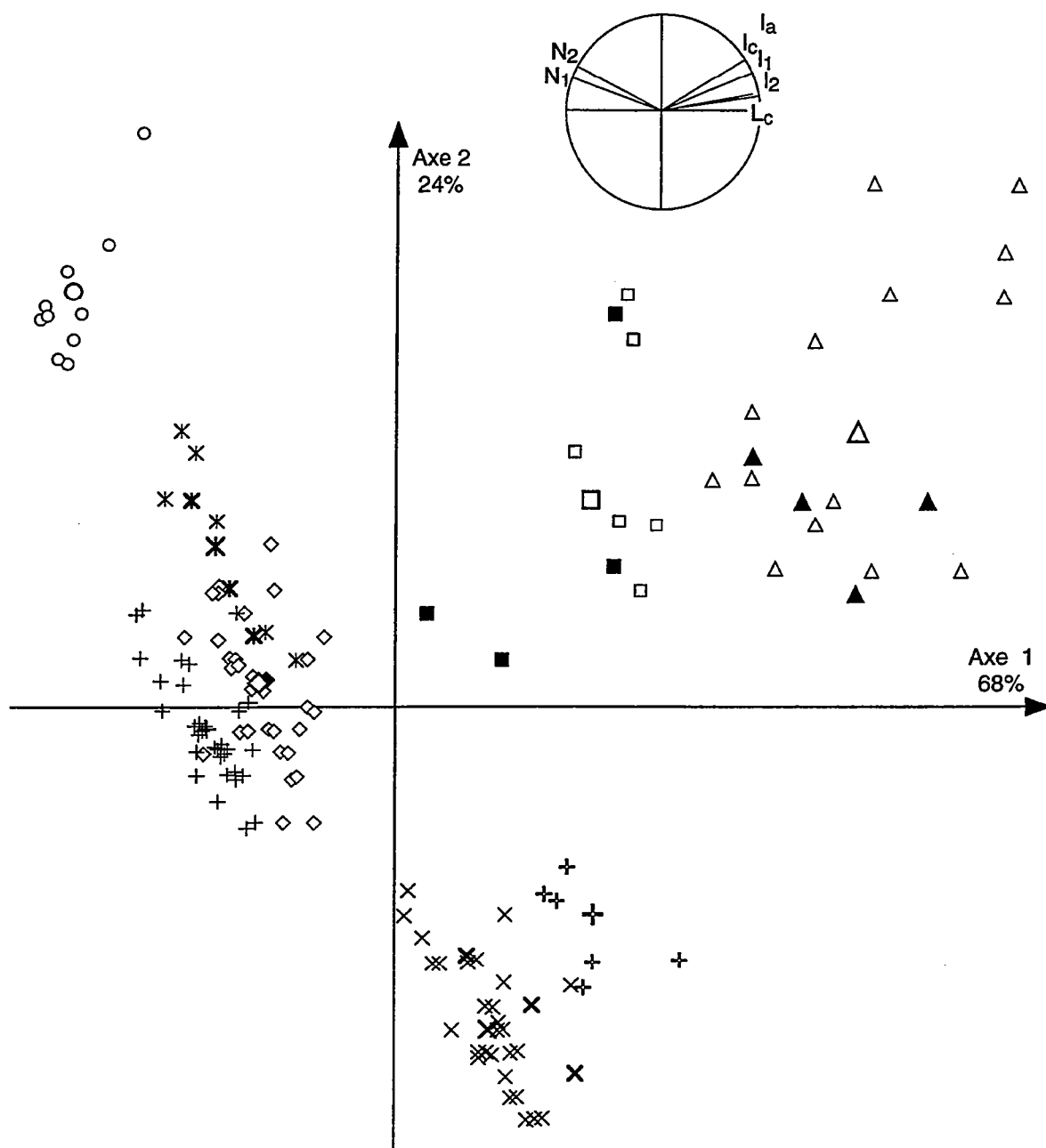


Fig. 55.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus du premier échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Groupe A : centre de gravité  $\oplus$ , individu bien représenté  $\oplus$ , individu mal représenté  $\oplus$ . Groupe B : centre de gravité  $\otimes$ , individu bien représenté  $\otimes$ , individu mal représenté  $\otimes$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ . Groupe G : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . *Nowakia richteri* : centre de gravité  $\oplus$ , individu bien représenté  $\oplus$ , individu mal représenté  $\oplus$ .

### Le deuxième échantillon d'individus

Plusieurs analyses discriminantes ont été faites sur le deuxième échantillon d'individus pour tester la validité des groupes en fonction des variables. Seules les plus significatives pour la compréhension de l'ensemble des individus sont présentées ici.

La première analyse concerne l'échantillon constitué par 445 individus, 7 groupes et 8 variables. La distance de Mahalanobis, calculée entre chaque groupe (Fig. 56), montre une amélioration dans la discrimination entre les groupes E et F qui étaient les plus proches dans la première analyse faite sur le premier échantillon d'individus (Fig. 46). Les distances de Mahalanobis sont plus petites entre les groupes D et G, mais aussi entre les groupes C et E. L'ensemble des paramètres calculés dans l'analyse (coordonnées sur les axes discriminants, cosinus carrés, tableau d'appartenance, pourcentage de bien classés) permettent d'évaluer la qualité de représentation des individus et des variables sur les plans factoriels constitués par les axes 1-2 (Fig. 57) et 1-3 (Fig. 58). Sur les deux premiers axes factoriels, on a plus de 90% de l'inertie, avec presque 60% pour l'axe 1, où l'ensemble des variables est bien exprimé (Fig. 57). Le troisième axe présente seul 6,7% de l'inertie, mais le plan factoriel 1-3 contribue à une meilleure compréhension de la distribution spatiale des individus (Fig. 58). La première remarque est la concentration des nuages d'individus à l'origine des axes, ce qui traduit la faible qualité générale de la représentation et l'importante superposition des points (plus de 200 individus superposés pour chacun des deux plans factoriels). Le pourcentage des individus bien classés atteint 82%, mais il s'agit d'une valeur très sous-estimée comme le montre l'effet "bruit" du groupe G dans le tableau d'appartenance.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9334	0,0066	0,0312
$l_c$	0,7928	0,2039	0,0006
$l_a$	0,7809	0,1840	0,0344
$l_1$	0,8116	0,1415	0,0323
$l_2$	0,6498	0,1510	0,1904
$N_1$	0,7844	0,2094	0,0001
$N_2$	0,6945	0,2996	0,0006

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,2950	0,1431	0,4976
B	0,0989	0,7928	0,0457
C	0,0007	0,0747	0,6609
D	0,4206	0,4176	0,0011
E	0,4565	0,3450	0,0145
F	0,7356	0,1036	0,1419
G	0,1810	0,1035	0,0042

b)

Groupes	A	B	C	D	E	F	G
A	0,0000						
B	2,3687	0,0000					
C	2,2837	2,1645	0,0000				
D	2,1624	2,9385	1,8188	0,0000			
E	2,5685	2,5874	1,7016	2,1473	0,0000		
F	4,0545	3,8306	3,6212	4,0324	2,3815	0,0000	
G	2,2744	2,6995	1,9467	1,2730	2,4459	3,9146	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	D	E	F	G
A	80	1	1	1	-	-	3
B	-	83	-	-	-	-	1
C	2	1	90	5	7	-	10
D	1	-	6	59	-	-	18
E	-	-	6	2	25	6	3
F	-	-	-	-	2	23	-
G	1	-	1	1	-	-	6

d)

Fig. 56. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (2<sup>ème</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

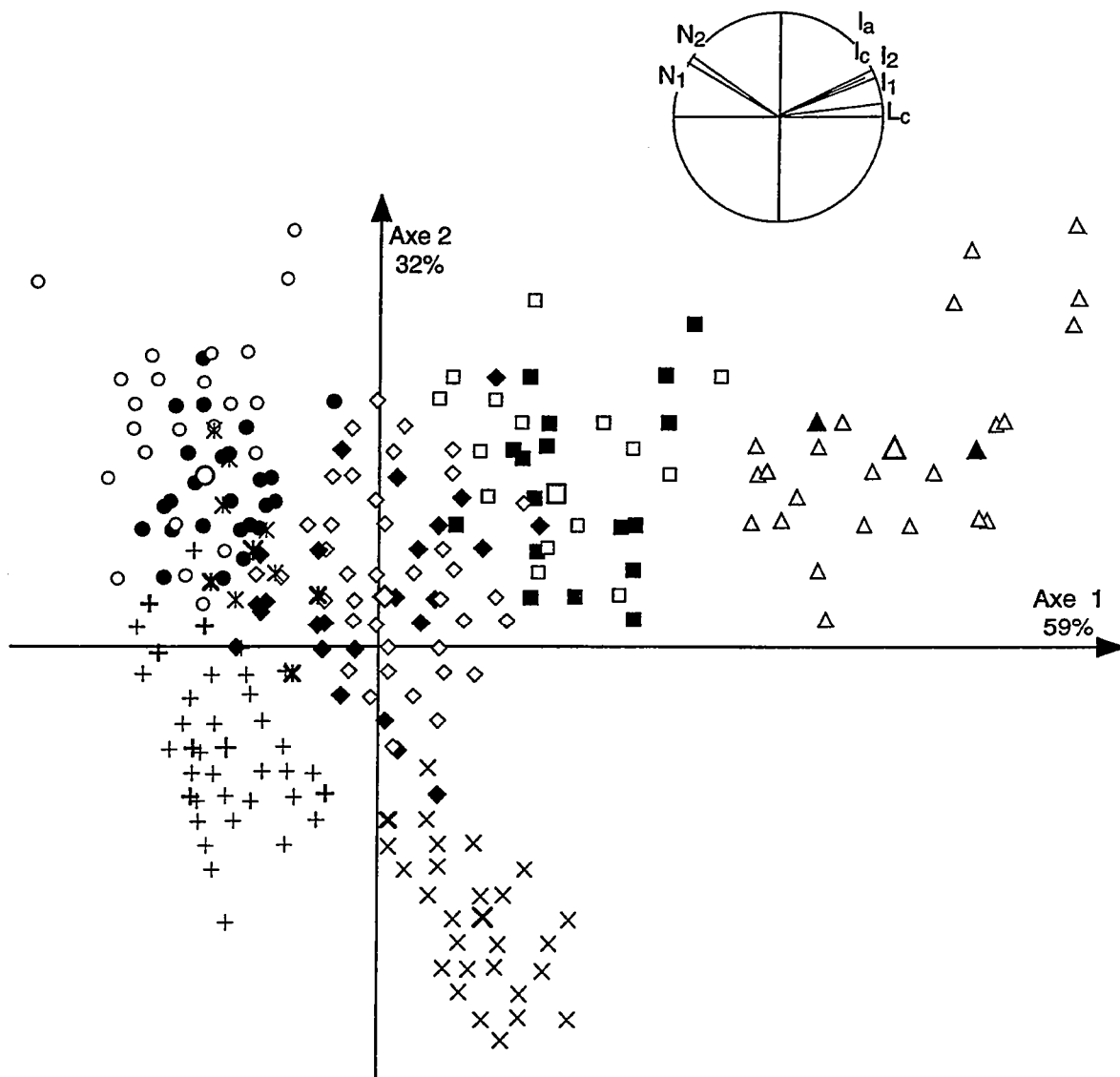


Fig. 57. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Le nombre des individus ne correspond pas toujours à la taille de l'échantillon en raison d'une superposition des points. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ . Groupe G : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ .



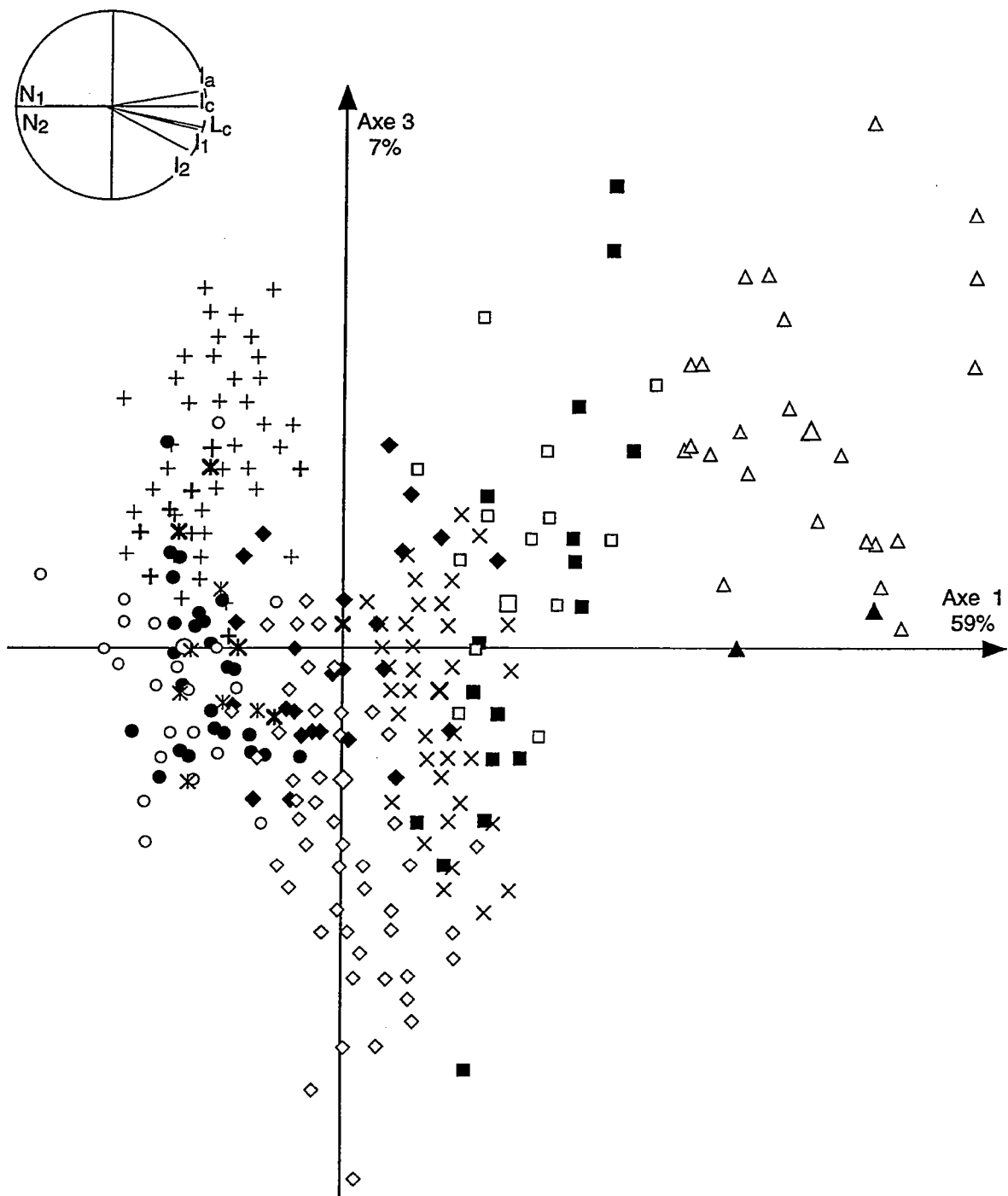


Fig. 58. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 3 de l'AFD. Les variables utilisées ( $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Le nombre des individus ne correspond pas toujours à la taille de l'échantillon en raison d'une superposition des points. Groupe A : centre de gravité  $\oplus$ , individu bien représenté  $\oplus$ , individu mal représenté  $\oplus$ . Groupe B : centre de gravité  $\otimes$ , individu bien représenté  $\otimes$ , individu mal représenté  $\otimes$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ . Groupe G : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ .

A partir de ces résultats, une deuxième analyse discriminante a été faite en éliminant tous les individus du groupe G, représentatifs d'un type morphologique mal défini et très rare dans les assemblages mesurés à Cerná rokle. L'échantillon est donc constitué par 436 individus, 6 groupes et 8 variables. Les valeurs d'inertie sur les axes, ainsi que la représentation des variables et les distances de Mahalanobis (Fig. 59), restent pratiquement inchangées par rapport à l'analyse précédente. Le pourcentage des individus bien classés augmente légèrement (88%) comme l'indique le tableau d'appartenance (Fig. 59d). Les individus du groupe A sont généralement bien affectés, sauf trois spécimens attribués chacun à un groupe différents (B, C, D). En ce qui concerne le groupe C, les individus mal affectés sont au nombre de 18 et sont classés dans quatre autres groupes (A, B, D et E). Le groupe D est proche des deux groupes A et C, alors que le groupe F est confondu seulement avec le groupe E. Un total de 16 individus du groupe E est attribué aux groupes C, D et F. La projection des individus sur les deux plans factoriels est encore regroupée vers l'origine des axes (Fig. 60).

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9399	0,0064	0,0306
$l_c$	0,7896	0,2071	0,0008
$l_a$	0,7793	0,1845	0,0356
$l_1$	0,8083	0,1459	0,0316
$l_2$	0,6451	0,1579	0,1901
$N_1$	0,7854	0,2086	0,0001
$N_2$	0,6959	0,2991	0,0008

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,3038	0,1419	0,4943
B	0,0970	0,7897	0,0487
C	0,0002	0,0832	0,6613
D	0,4138	0,4105	0,0012
E	0,4487	0,3527	0,0158
F	0,7347	0,1026	0,1440

b)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	0,0000					
B	2,3514	0,0000				
C	2,2688	2,1482	0,0000			
D	2,1745	2,9345	1,8285	0,0000		
E	2,5465	2,5625	1,6903	2,1619	0,0000	
F	4,0176	3,7923	3,5890	4,0138	2,3591	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	83	1	1	1	-	-
B	-	84	-	-	-	-
C	2	1	97	6	9	-
D	1	-	10	73	-	-
E	-	-	6	3	26	7
F	-	-	-	-	2	23

d)

Fig. 59. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (2<sup>ème</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

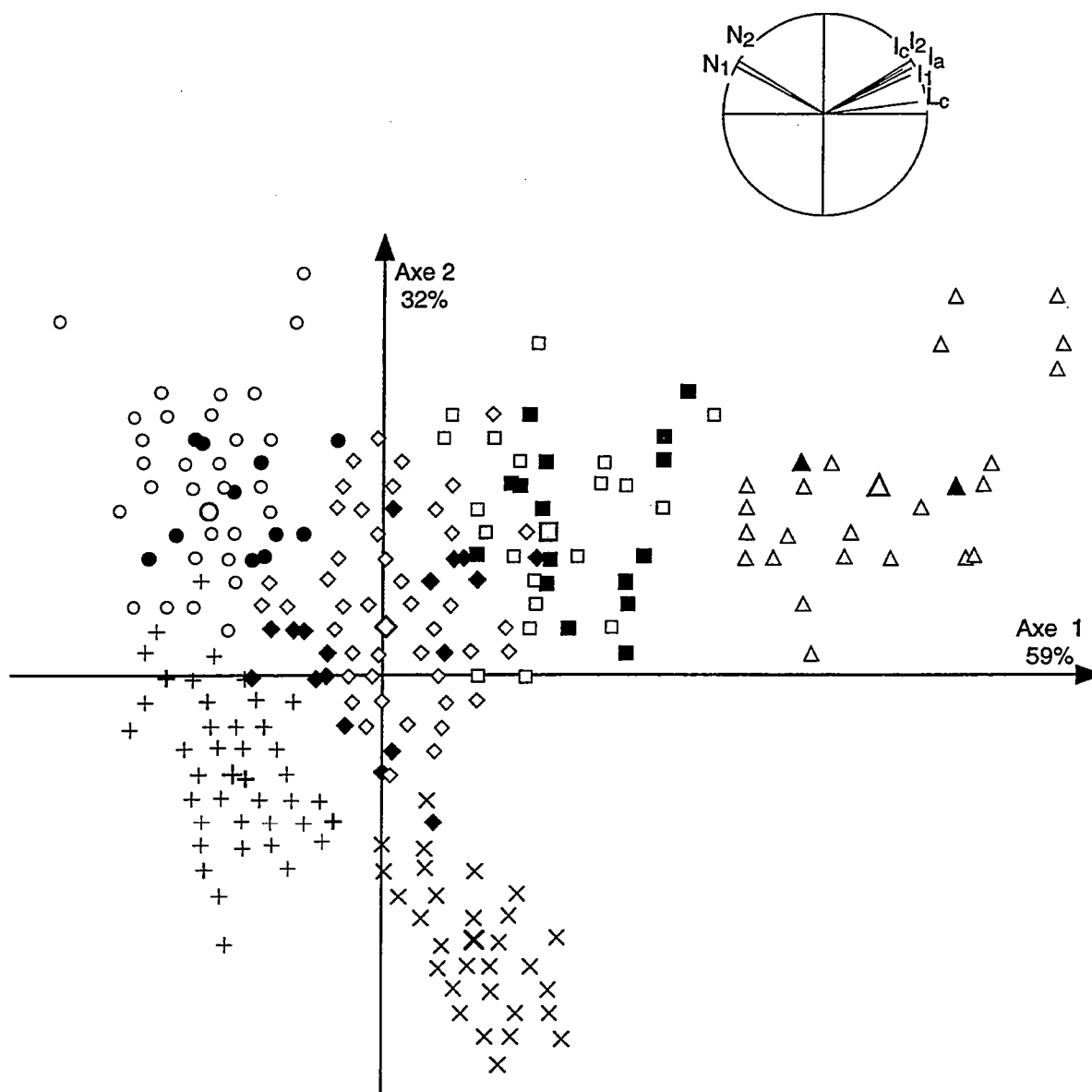


Fig. 60. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Le nombre des individus ne correspond pas toujours à la taille de l'échantillon en raison d'une superposition des points. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ .

Afin d'améliorer la qualité de représentation on a répété l'analyse en excluant les spécimens des groupes A et B qui étaient bien classés précédemment (Fig. 59d). L'échantillon d'individus est alors constitué par le groupe C (n = 115), le groupe D (n = 84), le groupe E (n = 42) et le groupe F (n = 25) qui sont définis en fonction de huit variables morphologiques. Les deux premiers axes factoriels réunissent plus de 99% de l'inertie avec 88% exprimée par l'axe 1, où toutes les variables sont bien représentées (Fig. 62). Les distances de Mahalanobis (Fig. 61) montrent une bonne séparation entre les quatre groupes qui sont tous bien représentés sur l'axe 1, à l'exception du groupe C. La représentation des individus (Fig. 62) est meilleure que la précédente (le pourcentage de bien classés est égal à environ à 89%). Le groupe C est en particulier bien représenté sur l'axe 2, en raison de l'absence du groupe B.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9947	0,0047	0,0006
$l_c$	0,9601	0,0356	0,0043
$l_a$	0,9230	0,0765	0,0005
$l_1$	0,9898	0,0101	0,0001
$l_2$	0,9032	0,0968	0,0000
$N_1$	0,9476	0,0521	0,0003
$N_2$	0,9727	0,0265	0,0008

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
C	0,0075	0,9873	0,0052
D	0,6223	0,3743	0,0033
E	0,5952	0,0891	0,3157
F	0,8786	0,0966	0,0248

b)

Groupes	C	D	E	F
C	0,0000			
D	1,8176	0,0000		
E	1,5045	1,8800	0,0000	
F	2,9239	1,8800	1,9232	0,0000

c)

Groupes	C	D	E	F
C	103	5	7	-
D	1	83	-	-
E	6	-	30	6
F	-	-	2	23

d)

Fig. 61. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (2<sup>ème</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

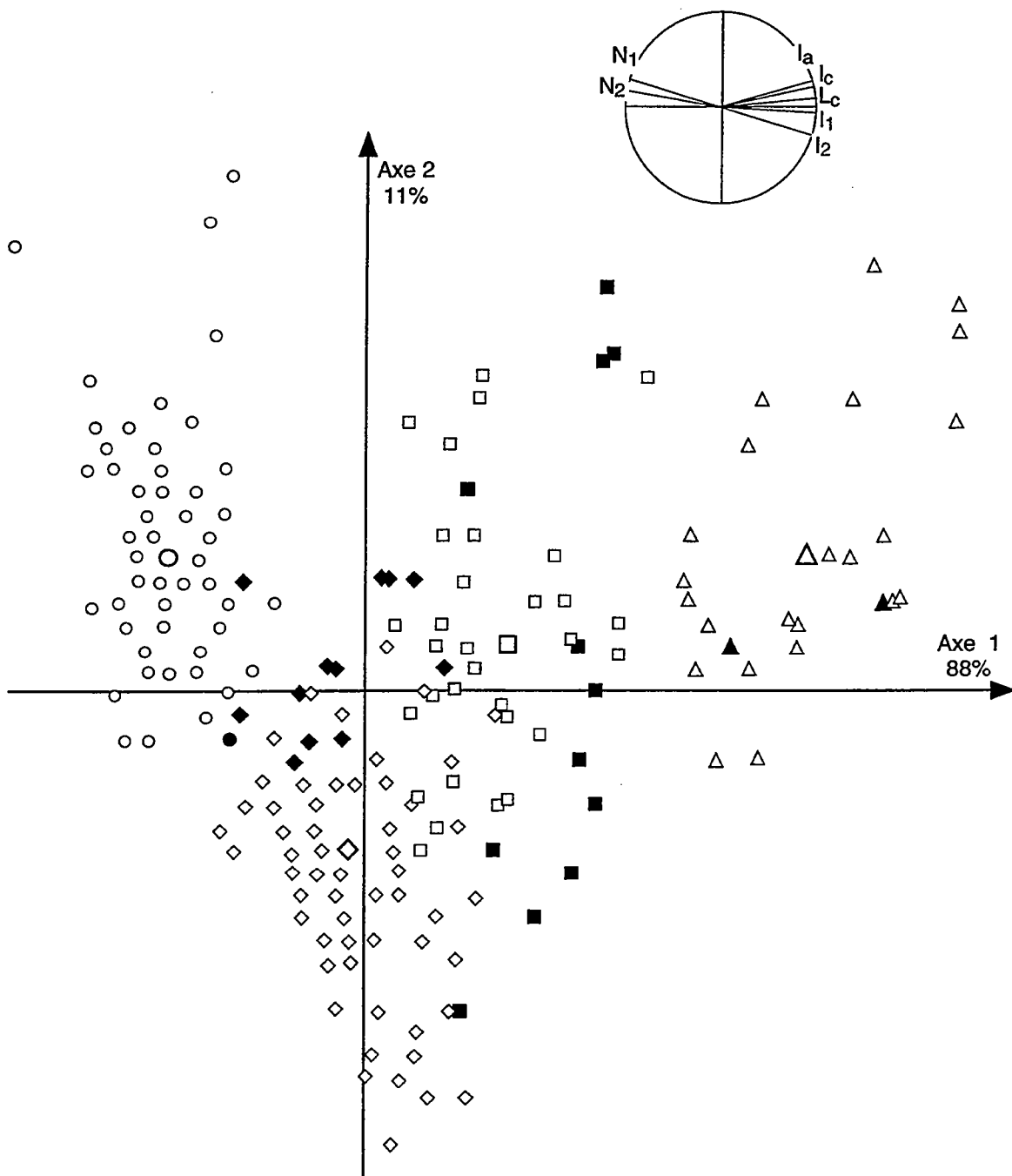


Fig. 62. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Le nombre des individus ne correspond pas toujours à la taille de l'échantillon en raison d'une superposition des points. Groupe C: centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ .

L'ensemble de ces analyses montre une forte corrélation des variables (Fig. 60). Pour la tester on a introduit la variable (N), obtenue en faisant la somme de  $N_1$  et  $N_2$ , dans l'échantillon de 436 individus. L'axe factoriel 1, comprenant la totalité de l'inertie, exprime seulement les variables relatives aux anneaux, alors que toutes les autres variables sont représentées sur l'axe factoriel 2 (Fig. 63). La représentation sur les plans factoriels (Fig. 64) montre une meilleure répartition des centres de gravité des groupes sur les axes, ce qui donne une projection du nuage plus allongée dans le sens vertical par rapport à celle de la Fig. 60. Une telle forme de nuage est due au poids plus grand donné au caractère "anneaux". Le pourcentage total d'individus bien classés est identique à celui de l'analyse correspondante (88%), mais une comparaison entre la Fig. 63 et la Fig. 59 indique que les spécimens mal affectés ne sont pas les mêmes. Ce résultat conduit à considérer cette neuvième variable dans le traitement du deuxième échantillon avec le programme SPAD-S.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,2873	0,4929	0,0109
$l_c$	0,1298	0,8915	0,1005
$l_a$	0,1316	0,8196	0,2245
$l_1$	0,1540	0,8298	0,0114
$l_2$	0,1128	0,7794	0,0310
$N_1$	0,4401	0,0395	0,0376
$N_2$	0,4424	0,0081	0,0238
N	0,4442	0,0245	0,0320

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,0862	0,4567	0,2797
B	0,3187	0,1527	0,0262
C	0,0164	0,1133	0,5895
D	0,4167	0,0065	0,0075
E	0,0749	0,7108	0,0871
F	0,2256	0,3955	0,2454

b)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	0,0000					
B	2,4431	0,0000				
C	2,1744	2,2039	0,0000			
D	2,1819	2,9553	1,7511	0,0000		
E	2,6412	2,4552	1,8038	2,5065	0,0000	
F	4,3397	3,9294	3,9408	4,3894	2,3405	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	D	E	F
A	84	1	-	1	-	-
B	1	81	2	-	-	-
C	2	3	94	12	4	-
D	3	-	7	73	1	-
E	-	-	6	4	28	4
F	-	-	-	-	-	25

d)

Fig. 63. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (2<sup>ème</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

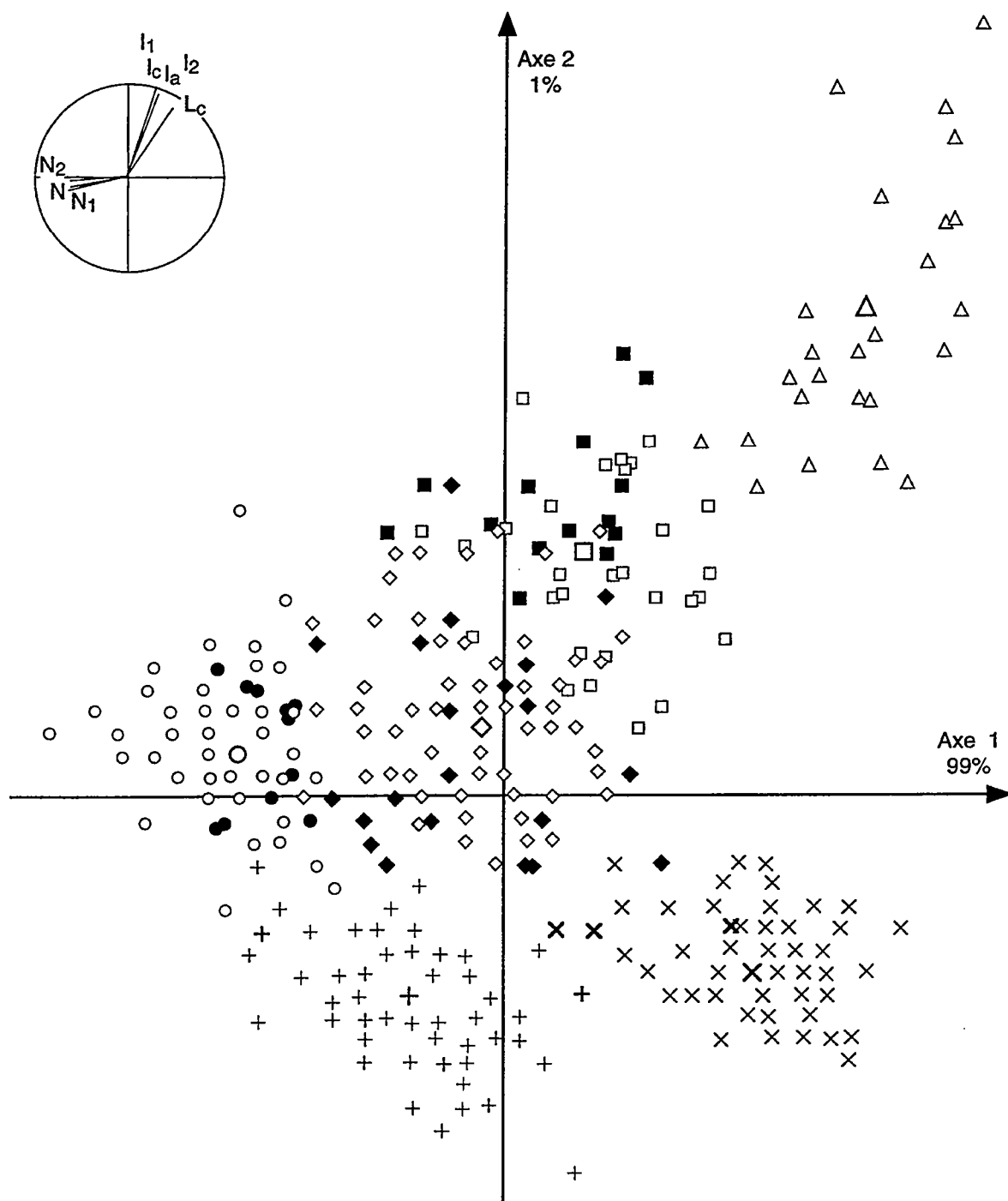


Fig. 64.- Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Le nombre des individus ne correspond pas toujours à la taille de l'échantillon en raison d'une superposition des points. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ , individu mal représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ .

A partir de la deuxième analyse discriminante (Fig. 59-60) faite avec un nombre d'individus mal classés de 50 spécimens, répartis en 5 groupes, on a traité ces sous-échantillons avec une analyse discriminante (Fig. 65-66). La qualité de représentation est bien meilleure avec un taux de mauvais classement égal à 16% (Fig. 65). En raison du bon classement du groupe A ( $n = 3$ ) on a répété la procédure en éliminant les trois individus de ce groupe (Fig. 67). Le pourcentage d'individus bien classés atteint alors 94% et les centres de gravité de chaque groupe sont bien répartis dans les plans factoriels (Fig. 67-68).

Les analyses discriminantes (STATITCF) sur les deux échantillons confirment la validité des groupes d'individus établis en fonction des variables morphologiques retenues, sauf pour le groupe G qui n'est pas réellement caractérisé par les variables choisies. Ce type d'analyse montre des limites de discrimination en raison de la difficulté de représenter graphiquement un trop grand nombre d'individus, pour lesquels les attributions aux groupes se basent principalement sur la distance de Mahalanobis. De plus, aucune aide n'est fournie dans le choix des limites entre groupes en fonction des valeurs des variables morphologiques mesurées. On a donc traité les deux mêmes échantillons avec un autre programme de discrimination qui fournit un plus grand nombre d'éléments d'aide à la décision.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9776	0,0217	0,0001
$I_c$	0,9829	0,0006	0,0152
$I_a$	0,9954	0,0001	0,0040
$I_1$	0,9396	0,0528	0,0058
$I_2$	0,9251	0,0587	0,0002
$N_1$	0,8922	0,1066	0,0001
$N_2$	0,7339	0,2647	0,0009

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,4295	0,4484	0,0132
C	0,2224	0,6988	0,0246
D	0,3350	0,6446	0,0197
E	0,7848	0,0359	0,1789
F	0,7069	0,0061	0,2790

b)

Groupes	A	C	D	E	F
A	0,0000				
C	1,4950	0,0000			
D	2,7210	1,9625	0,0000		
E	2,8386	1,6966	2,1856	0,0000	
F	4,5540	3,4465	4,0828	2,7595	0,0000

c)

Groupes	A	C	D	E	F
A	3	-	-	-	-
C	4	12	1	1	-
D	-	-	11	-	-
E	-	-	1	15	-
F	-	-	-	1	1

d)

Fig. 65. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (2<sup>ème</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.



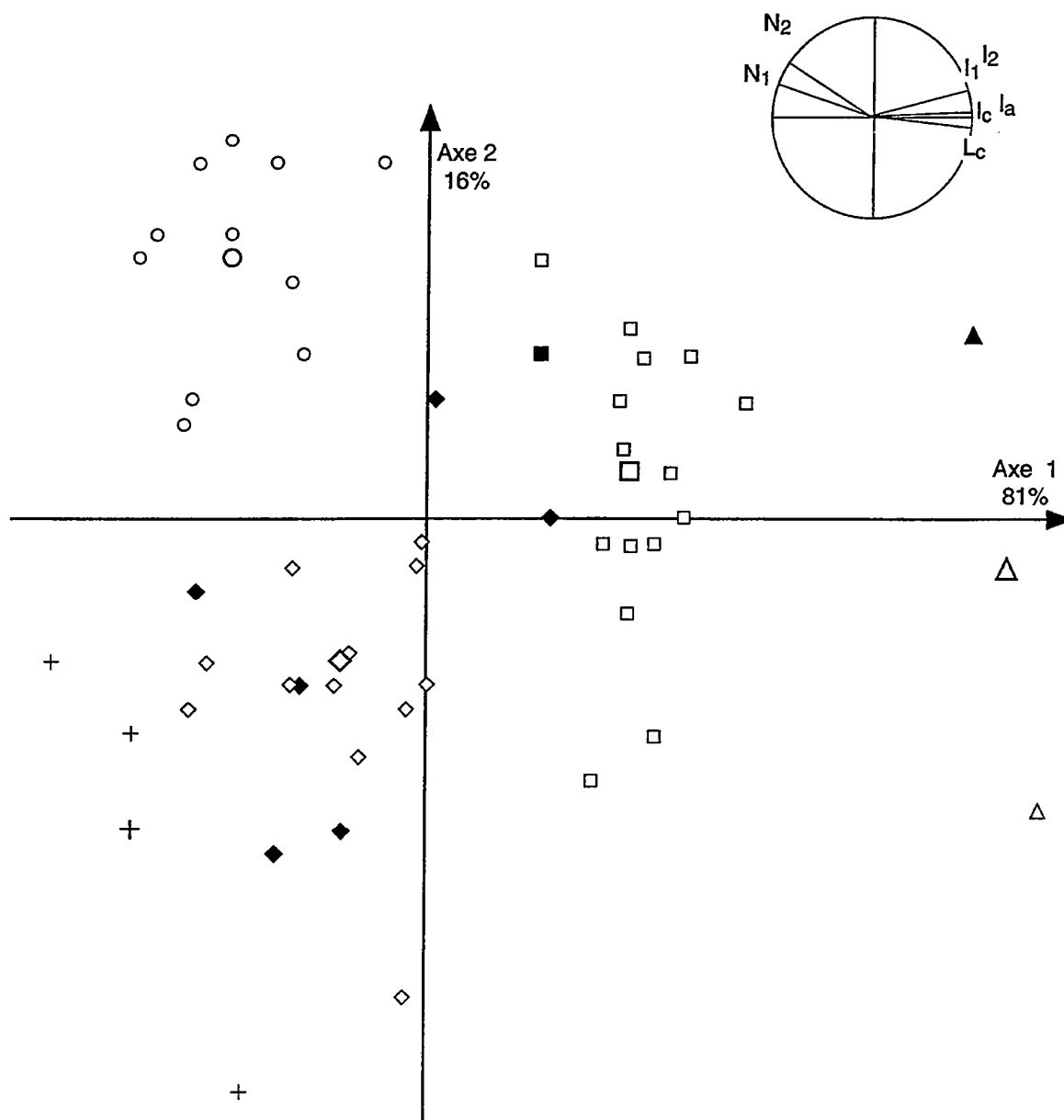


Fig. 66. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Le nombre des individus ne correspond pas toujours à la taille de l'échantillon en raison d'une superposition des points. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ , individu mal représenté  $+$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ .

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,9990	0,0010	0,0000
$I_c$	0,9653	0,0142	0,0205
$I_a$	0,9837	0,0132	0,0031
$I_1$	0,8828	0,1126	0,0046
$I_2$	0,9253	0,0747	0,0000
$N_1$	0,9647	0,0353	0,0000
$N_2$	0,8523	0,1470	0,0007

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
C	0,1473	0,8495	0,0032
D	0,5533	0,4264	0,0202
E	0,7270	0,1016	0,1714
F	0,7021	0,0059	0,2919

b)

Groupes	C	D	E	F
C	0,0000			
D	2,0297	0,0000		
E	1,8181	2,1752	0,0000	
F	3,5929	4,0693	2,7345	0,0000

c)

Groupes	C	D	E	F
C	16	1	1	-
D	-	11	-	-
E	-	-	16	-
F	-	-	1	1

d)

Fig. 67. - Tableaux résumant les principaux paramètres de l'analyse factorielle discriminante (2<sup>ème</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.

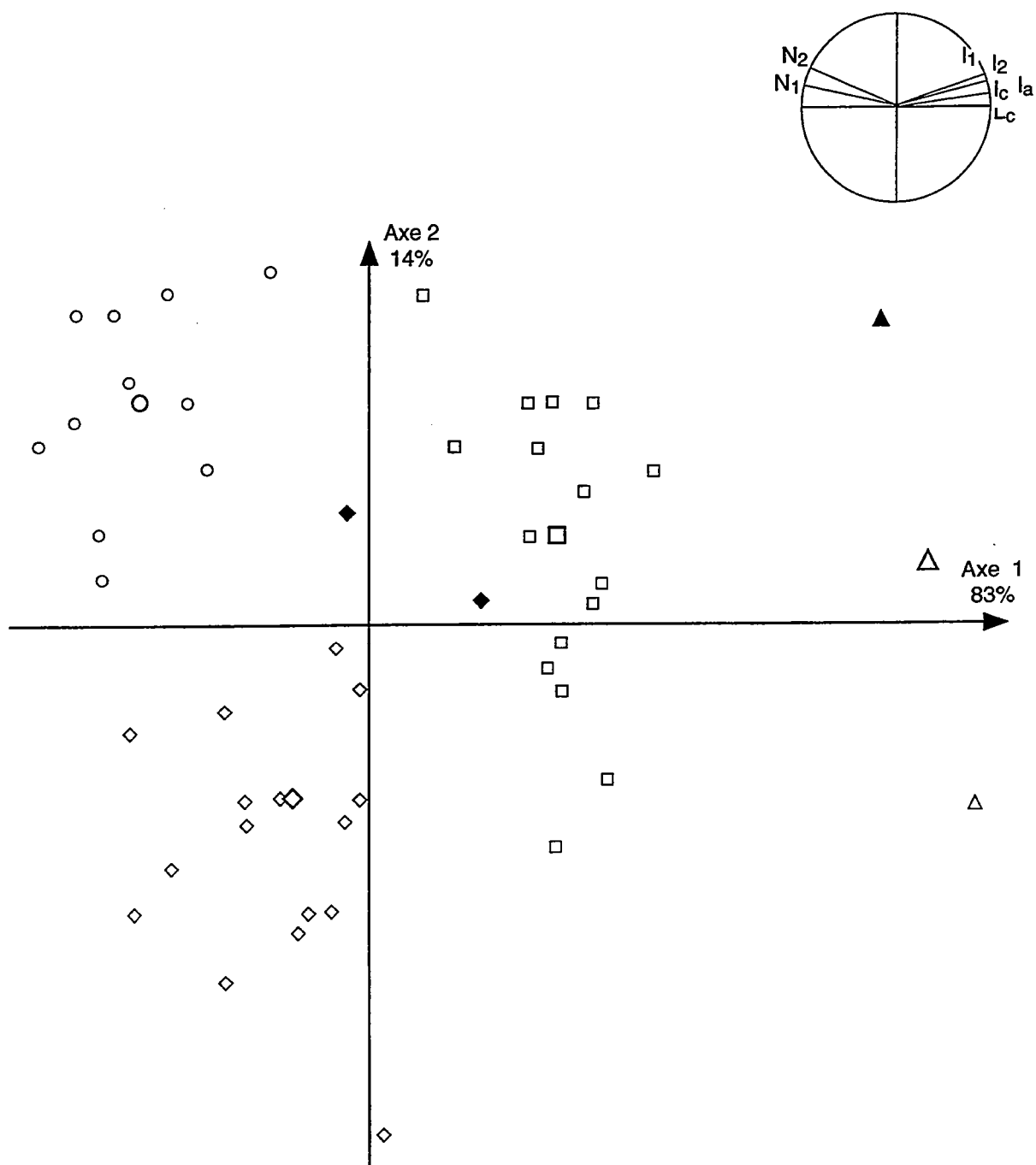


Fig. 68. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Le nombre des individus ne correspond pas toujours à la taille de l'échantillon en raison d'une superposition des points. Groupe C: centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ , individu mal représenté  $\blacklozenge$ . Groupe D : centre de gravité  $\circ$ , individu bien représenté  $\circ$ , individu mal représenté  $\bullet$ . Groupe E : centre de gravité  $\square$ , individu bien représenté  $\square$ , individu mal représenté  $\blacksquare$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ , individu mal représenté  $\blacktriangle$ .

## 6. Définition de la variabilité morphologique de chaque groupe : analyse discriminante en arbre de décision avec le programme SPAD-S

L'analyse discriminante en arbre du programme SPAD-S permet d'établir des règles de décision pour l'affectation d'individus supplémentaires à un des groupes définis a priori (voir § 1). Les résultats de cette analyse présentent les valeurs limites des variables considérées pour la séparation entre les groupes. Des limites sont donc établies entre les différents groupes pour chacune des variables morphologiques.

### *Le premier échantillon d'individus*

Le premier échantillon d'individus est constitué par 143 spécimens, répartis dans sept groupes et caractérisés par huit variables comme indiqué précédemment. A partir de l'ensemble de tous les individus, un échantillon test est extrait au hasard (probabilité du test = 33%) et un échantillon de base est ainsi défini (Fig. 69). Un arbre de décision binaire est construit à partir de l'échantillon de base avec un nombre maximal de nœuds terminaux  $T_{\max}$ ; un sous-arbre optimal est défini en utilisant l'échantillon test, précisant ainsi le nombre des nœuds terminaux. L'arbre élagué de l'échantillon de base ( $n = 95$ ; Fig. 70) présente un taux d'erreur apparent de classement égal à 0,0737, alors que l'arbre élagué de l'échantillon test ( $n = 48$ ; Fig. 71) a un taux d'erreur théorique de classement égal à 0,0833; les deux arbres ont un nombre de nœuds terminaux égal à six. Deux paramètres sont utilisés dans la construction des arbres :  $R(J/T)$  indique le risque d'erreur entraîné par l'affectation du segment T au groupe J (la valeur est nulle pour tous les individus bien classés) et  $P(T)$  exprime la probabilité d'arriver dans le segment T. Les critères de division d'un nœud sont les mêmes pour les deux arbres (Fig. 70-71) et sont indiqués comme suit : I)  $l_c \leq 0,075$  mm, II)  $N_1 \leq 11,5$ , III)  $l_c \leq 0,110$  mm, IV)  $N_1 \leq 18$ , V)  $N_1 \leq 8,5$ . Le critère de division du premier nœud ( $l_c \leq 0,075$  mm) extrait tous les spécimens du groupe A dans l'arbre de l'échantillon de base comme pour l'échantillon test. Le deuxième nœud sépare les individus en deux sous-ensembles en fonction du critère  $N_1 \leq 11,5$ . Le sous-ensemble caractérisé par un  $N_1 \leq 11,5$  permet des subdivisions ultérieures : le troisième nœud ( $l_c \leq 0,110$  mm) sépare tous les individus du groupe B et, en plus, le seul individu du groupe E mal classé dans l'échantillon test; le cinquième nœud ( $N_1 \leq 8,5$ ) différencie les spécimens des groupes E et F. En ce qui concerne le sous-ensemble caractérisé par  $N_1 > 11,5$ , le quatrième nœud ( $N_1 \leq 18$ ) distingue tous les spécimens du groupe D par rapport à un ensemble constitué des groupes C et G et du seul individu du groupe E mal classé dans l'échantillon de base. Les règles suivantes d'affectation sont ainsi définies (Fig. 72) : 1)  $l_c \leq 0,075$  mm pour le groupe A; 2)  $0,075 < l_c \leq 0,110$  mm et  $N_1 \leq 11,5$  pour le groupe B;  $l_c > 0,110$  mm et  $N_1 \leq 8,5$  pour le groupe F; 3)  $l_c > 0,110$  mm et  $8,5 < N_1 \leq 11,5$  pour le groupe E avec un pourcentage apparent de bien classés égal à 86% (échantillon de base) et une estimation du pourcentage théorique de bien classés égal à 67% (échantillon test); 4)  $l_c > 0,075$  mm et  $11,5 < N_1 \leq 18$  pour le groupe C et G; 5)  $l_c > 0,075$  mm et  $N_1 > 18$  pour le groupe D.

GROUPES	ECHANTILLON DE BASE		ECHANTILLON TEST	
	effectifs	pourcentage	effectifs	pourcentage
Groupe A	21	22,11	11	22,92
Groupe B	21	22,11	11	22,92
Groupe C	21	22,11	11	22,92
Groupe D	7	7,37	3	6,25
Groupe E	7	7,37	3	6,25
Groupe F	12	12,63	6	12,50
Groupe G	6	6,32	3	6,25
<b>Total</b>	<b>95</b>	<b>100,00</b>	<b>48</b>	<b>100,00</b>

Fig. 69. - Répartition des individus du premier échantillon (n=143) dans l'échantillon de base et dans l'échantillon test pour les sept groupes.

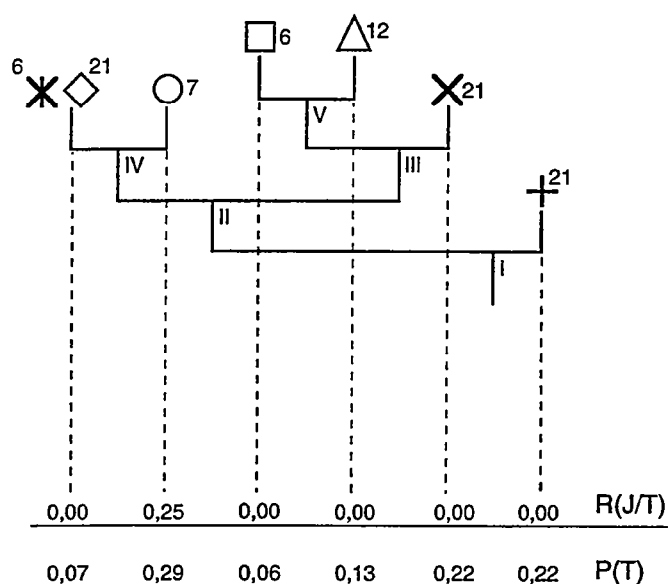


Fig. 70. - Arbre élagué de l'échantillon de base avec les valeurs  $R(J/T)$  et  $P(T)$ , calculées pour chaque groupe. Les nœuds sont indiqués en lettres romaines et les groupes sont indiqués par les symboles suivants. Groupe A : +; groupe B : ×; groupe C : ◇; groupe D : ○; groupe E : □; groupe F : △; groupe G : ×. Le nombre près du symbole correspond aux individus du groupe bien classés.

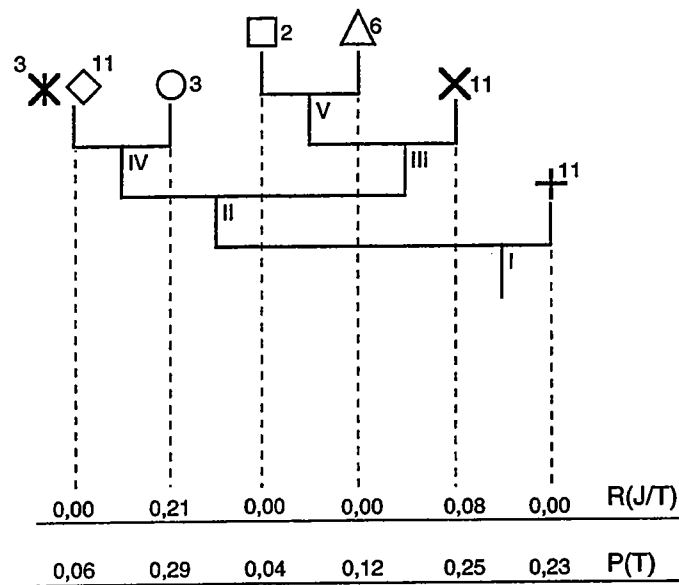


Fig. 71. - Arbre élagué de l'échantillon test avec les valeurs  $R(J/T)$  et  $P(T)$ , calculées pour chaque groupe. Les nœuds sont indiqués en lettres romaines et les groupes sont indiqués par les symboles suivants. Groupe A :  $+$ ; groupe B :  $<$ ; groupe C :  $<$ ; groupe D :  $O$ ; groupe E :  $\square$ ; groupe F :  $\triangle$ ; groupe G :  $\times$ . Le nombre près du symbole correspond aux individus du groupe bien classés.

	Groupe A	Groupe B	Groupe C	Groupe D	Groupe E	Groupe F	Groupe G
$L_c$ mm							
$l_c$ mm	$\leq 0,075$	$> 0,075$ $\leq 0,110$	$> 0,075$	$> 0,075$	$> 0,110$	$> 0,110$	$> 0,075$
$l_a$ mm							
$l_1$ mm							
$l_2$ mm							
$N_1$		$\leq 11,5$	$> 11,5$ $\leq 18$	$> 18$	$> 8,5$ $\leq 11,5$	$\leq 8,5$	$> 11,5$ $\leq 18$
$N_2$							

Fig. 72. - Règles d'affectation établies sur le premier échantillon d'individus.

		Groupe d'origine						
Groupe d'affectation		A	B	C	D	E	F	G
	A	21	0	0	0	0	0	0
	B	0	21	0	0	0	0	0
	C	0	0	21	0	1	0	6
	D	0	0	0	7	0	0	0
	E	0	0	0	0	6	0	0
	F	0	0	0	0	0	12	0
	G	0	0	0	0	0	0	0
		21	21	21	7	7	12	6

a)

	n	Eff.	%
A	21	21	100,00
B	21	21	100,00
C	21	21	100,00
D	7	7	100,00
E	6	7	85,71
F	12	12	100,00
G	0	7	0
88		95	92,63

b)

Fig. 73. - Répartition des individus du premier échantillon : échantillon de base (n=95). a) Groupe d'affectation par rapport au groupe d'origine; b) Pourcentage apparent de bien classés.

		Groupe d'origine						
Groupe d'affectation		A	B	C	D	E	F	G
	A	11	0	0	0	0	0	0
	B	0	11	0	0	1	0	0
	C	0	0	11	0	0	0	3
	D	0	0	0	3	0	0	0
	E	0	0	0	0	2	0	0
	F	0	0	0	0	0	6	0
	G	0	0	0	0	0	0	0
		11	11	11	3	3	6	3

a)

	n	Eff.	%
A	11	11	100,00
B	11	11	100,00
C	11	11	100,00
D	3	3	100,00
E	2	3	66,67
F	6	6	100,00
G	0	3	0
		44	48
			91,67

b)

Fig. 74. - Répartition des individus du premier échantillon : échantillon test (n=48). a) Groupe d'affectation par rapport au groupe d'origine; b) Estimation du pourcentage théorique de bien classés.

Tous les individus de l'échantillon total (E.B. + E.T.) sont bien classés avec un pourcentage égal à 92% environ, sauf les deux spécimens du groupe E (Fig. 73-74) et tous les individus du groupe G, très mal classés avec une valeur  $R(J/T)$  égal à 0,786.

### *Le deuxième échantillon d'individus*

Le deuxième échantillon d'individus, caractérisés par neuf variables, est constitué par 445 spécimens, répartis dans sept groupes, ou par 436 individus en éliminant le groupe G. Le premier cas traité concerne l'échantillon avec sept groupes. La procédure suivie est analogue à celle qui a été indiquée pour le premier échantillon d'individus. Un échantillon test est extrait au hasard (probabilité du test = 33%), en définissant ainsi un échantillon de base (Fig. 75). Le sous-arbre optimal est défini de la même façon que pour le premier échantillon traité et le nombre des nœuds terminaux, six dans le cas présent, est également précisé. Un arbre élagué est construit à partir de l'échantillon de base ( $n = 298$ , Fig. 76) avec un taux d'erreur apparent de classement égal à 0,1007; l'arbre élagué de l'échantillon test ( $n = 147$ , Fig. 77) présente un taux d'erreur théorique de classement égal à 0,0884. Les critères de division pour les nœuds sont les suivants : I)  $N \leq 25,5$ , II)  $L_c \leq 0,145$  mm, III)  $N_2 \leq 6,5$ , IV)  $l_c \leq 0,110$  mm, V)  $l_c \leq 0,115$  mm. Le critère de division du premier nœud ( $N \leq 25,5$ ) extrait tous les spécimens du groupe D de l'arbre de l'échantillon de base, comme pour l'échantillon test. Le deuxième nœud ( $L_c \leq 0,145$  mm) sépare presque tous les individus du groupe A avec un pourcentage apparent de bien classés égal à 88% (échantillon de base) et une estimation du pourcentage théorique de bien classés égal à 82% (échantillon test). Un très large sous-ensemble reste à subdiviser après l'extraction des groupes A et D. Le troisième nœud sépare les individus en deux autres sous-ensembles, en fonction du critère  $N_2 \leq 6,5$ . Les individus caractérisés par  $N_2 \leq 6,5$  sont différenciés, grâce à la valeur  $l_c \leq 0,110$  mm, dans les deux groupes B et F, qui présentent un pourcentage apparent de bien classés égal respectivement à 91% et 100% (échantillon de base) et une estimation du pourcentage théorique de bien classés égal respectivement à 93% et 87% (échantillon test). Le cinquième nœud ( $l_c \leq 0,115$  mm) sépare dans le sous-ensemble  $N_2 > 6,5$  les groupes C et E avec respectivement un pourcentage apparent de bien classés égal respectivement à 96% et 68% (E.B.) et une estimation du pourcentage théorique de bien classés égal respectivement à 97% et 93% (E.T.). Les règles suivantes d'affectation sont ainsi définies (Fig. 78) : 1)  $L_c \leq 0,145$  mm et  $N \leq 25,5$  distingue le groupe A avec en plus deux individus mal classés pour chacun de groupes C et G; 2)  $L_c > 0,145$  mm,  $l_c \leq 0,110$  mm,  $N_2 \leq 6,5$  et  $N \leq 25,5$  définit le groupe B plus un seul individu du groupe A et deux du groupe C mal classés ; 3)  $L_c > 0,145$  mm,  $l_c > 0,110$  mm,  $N_2 \leq 6,5$  et  $N \leq 25,5$  pour tout le groupe F, plus dix individus mal classés du groupe E; 4)  $L_c > 0,145$  mm,  $l_c \leq 0,115$  mm,  $N_2 > 6,5$  et  $N \leq 25,5$  pour le groupe C plus sept individus du groupe B et trois du groupe G, mal classés; 5)  $L_c > 0,145$  mm,  $l_c > 0,115$  mm,  $N_2 > 6,5$  et  $N \leq 25,5$  pour le groupe E, plus un individu mal classé du groupe F; 6)  $N > 25,5$  élimine tous les individus du groupe D, plus quatre individus mal classés du groupe G et deux du groupe A.



GROUPES	ECHANTILLON DE BASE		ECHANTILLON TEST	
	effectifs	pourcentage	effectifs	pourcentage
Groupe A	58	19,46	28	19,05
Groupe B	56	18,79	28	19,05
Groupe C	77	25,84	38	25,85
Groupe D	56	18,79	28	19,05
Groupe E	28	9,40	14	9,52
Groupe F	17	5,70	8	5,44
Groupe G	6	2,01	3	2,04
<b>Total</b>	<b>298</b>	<b>100,00</b>	<b>147</b>	<b>100,00</b>

Fig. 75. - Répartition des individus du deuxième échantillon (n=445) dans l'échantillon de base et dans l'échantillon test pour les sept groupes.

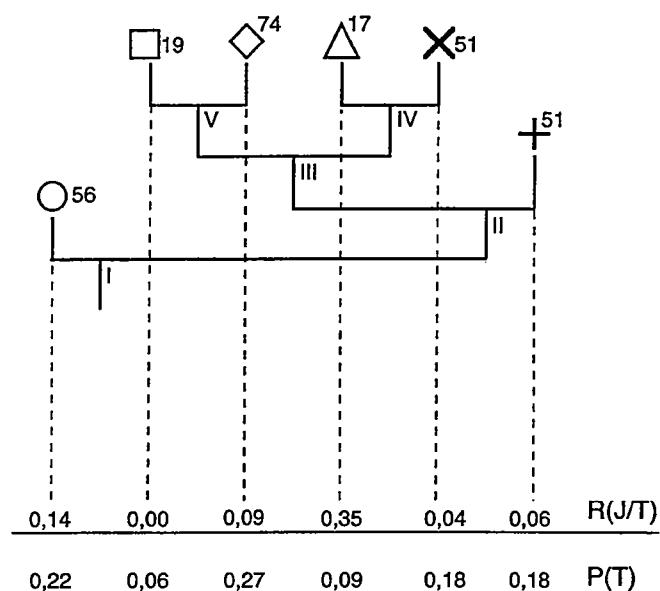


Fig. 76.- Arbre élagué de l'échantillon de base avec les valeurs  $R(J/T)$  et  $P(T)$ , calculées pour chaque groupe. Les nœuds sont indiqués en lettres romaines et les groupes sont indiqués par les symboles suivants. Groupe A : +; groupe B : X; groupe C : ◇; groupe D : ○; groupe E : □; groupe F : △. Le nombre près du symbole correspond aux individus du groupe bien classés.

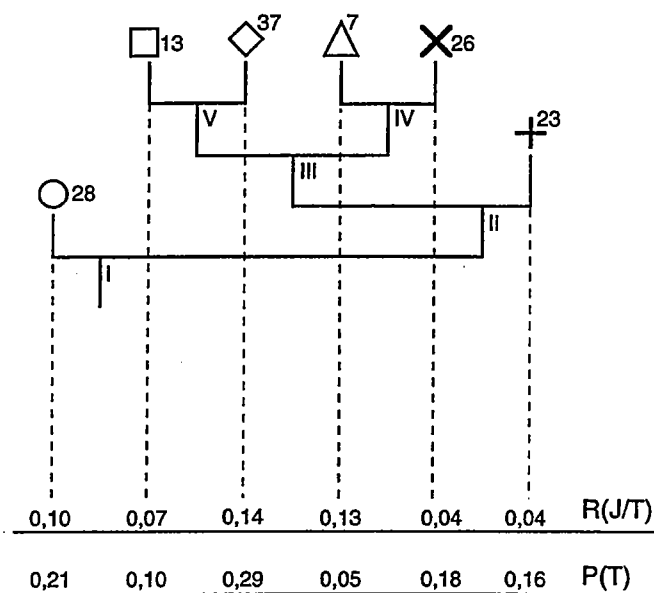


Fig. 77. - Arbre élagué de l'échantillon test avec les valeurs  $R(J/T)$  et  $P(T)$ , calculées pour chaque groupe. Les nœuds sont indiqués en lettres romaines et les groupes sont indiqués par les symboles suivants. Groupe A : +; groupe B : X; groupe C : ◇; groupe D : O; groupe E : □; groupe F : △. Le nombre près du symbole correspond aux individus du groupe bien classés.

	Groupe A	Groupe B	Groupe C	Groupe D	Groupe E	Groupe F	Groupe G
$L_c$ mm	$\leq 0,145$	$> 0,145$	$> 0,145$		$> 0,145$	$> 0,145$	
$l_c$ mm		$\leq 0,110$	$\leq 0,115$		$> 0,115$	$> 0,110$	
$l_a$ mm							
$l_1$ mm							
$l_2$ mm							
$N_1$							
$N_2$		$\leq 6,5$	$> 6,5$		$> 6,5$	$\leq 6,5$	
$N$	$\leq 25,5$	$\leq 25,5$	$\leq 25,5$	$> 25,5$	$\leq 25,5$	$\leq 25,5$	

Fig. 78. - Règles d'affectation établies sur le deuxième échantillon d'individus.

Le pourcentage de bon classement dans les deux échantillons E.B. et E.T. (Fig. 79-80) est presque identique, avec respectivement des valeurs de 90% et 91%. Les groupes qui sont plus ou moins mal classés par rapport au groupe d'origine sont les suivants : le groupe G avec un pourcentage de bon classement égal à zéro dans les deux échantillons de base et de test, le groupe E avec un pourcentage apparent de bon classement de 68% sur E.B. et une estimation du pourcentage théorique de bon classement de 93% sur E.T., le groupe A avec respectivement 88% sur E.B. et 82% sur E.T., le groupe B avec respectivement 91% sur E.B. et 93% sur E.T., le groupe C avec respectivement 96% sur E.B. et 97% sur E.T., le groupe F avec respectivement 100% sur E.B. et 87% sur E.T.

Le très mauvais classement du groupe G porte à répéter l'analyse discriminante sur le deuxième échantillon d'individus, mais en éliminant ce groupe toujours mal classé. Le tableau de départ est alors constitué par 436 individus, répartis en six groupes et neuf variables. La procédure suivie est tout à fait identique avec la constitution des échantillons de base et de test (Fig. 81) et la définition d'un sous-arbre optimal avec sept nœuds terminaux. Deux arbres élagués sont construits à partir de l'échantillon de base ( $n = 292$ , Fig. 82), avec un taux d'erreur apparent de classement égal à 0,0514, et, à partir de l'échantillon test ( $n = 144$ , Fig. 83), avec un taux d'erreur théorique de classement égal à 0,0625. Les critères de division pour les nœuds sont exactement identiques à ceux de l'analyse précédente, sauf pour la présence d'un sixième nœud : I)  $N \leq 25,5$ , II)  $L_c \leq 0,145$  mm, III)  $N_2 \leq 6,5$ , IV)  $l_c \leq 0,110$  mm, V)  $l_c \leq 0,115$  mm, VI)  $l_a \leq 0,130$  mm. Les critères de division des nœuds sont les mêmes que précédemment jusqu'au nœud V. Le sixième nœud permet de distinguer le groupe E du groupe F en fonction de  $l_a \leq 0,130$  mm. Les règles d'affectation sont aussi égales (Fig. 84), mais les individus mal classés sont sensiblement moins nombreux. La troisième règle est un peu modifiée ( $L_c > 0,145$  mm,  $l_c > 0,110$  mm,  $l_a \leq 0,130$  mm,  $N_2 \leq 6,5$  et  $N \leq 25,5$ ); elle différencie presque tous les individus du groupe E de ceux du groupe F. Ce dernier est défini par la règle d'affectation suivante :  $L_c > 0,145$  mm,  $l_c > 0,110$  mm,  $l_a > 0,130$  mm,  $N_2 \leq 6,5$  et  $N \leq 25,5$ . L'élimination du groupe G permet un meilleur classement des individus, soit dans l'échantillon de base (95%), soit dans l'échantillon test (94%). Un nombre limité d'individus reste encore mal classé (Fig. 85-86), mais la séparation entre les groupes E et F est nettement meilleure. De plus les individus mal classés de l'analyse discriminante sur STATITCF (Fig. 62) sont tous bien classés, à un seul spécimen près.

Une analyse discriminante avec STATITCF a été faite sur les 24 individus mal classés de la dernière analyse discriminante du programme SPAD-S. Le tableau de départ est constitué par quatre groupes : A ( $n = 12$ ), B ( $n = 7$ ), C ( $n = 4$ ), F ( $n = 1$ ). Le plan factoriel, constitué par les axes factoriels discriminants 1 et 2, présente presque 90% de l'inertie et montre une bonne séparation des centres de gravité des groupes avec un pourcentage de bon classement égal à 100% (Fig. 87-88). Ce résultat confirme la validité des critères morphologiques choisis dans la discrimination entre les groupes identifiés.

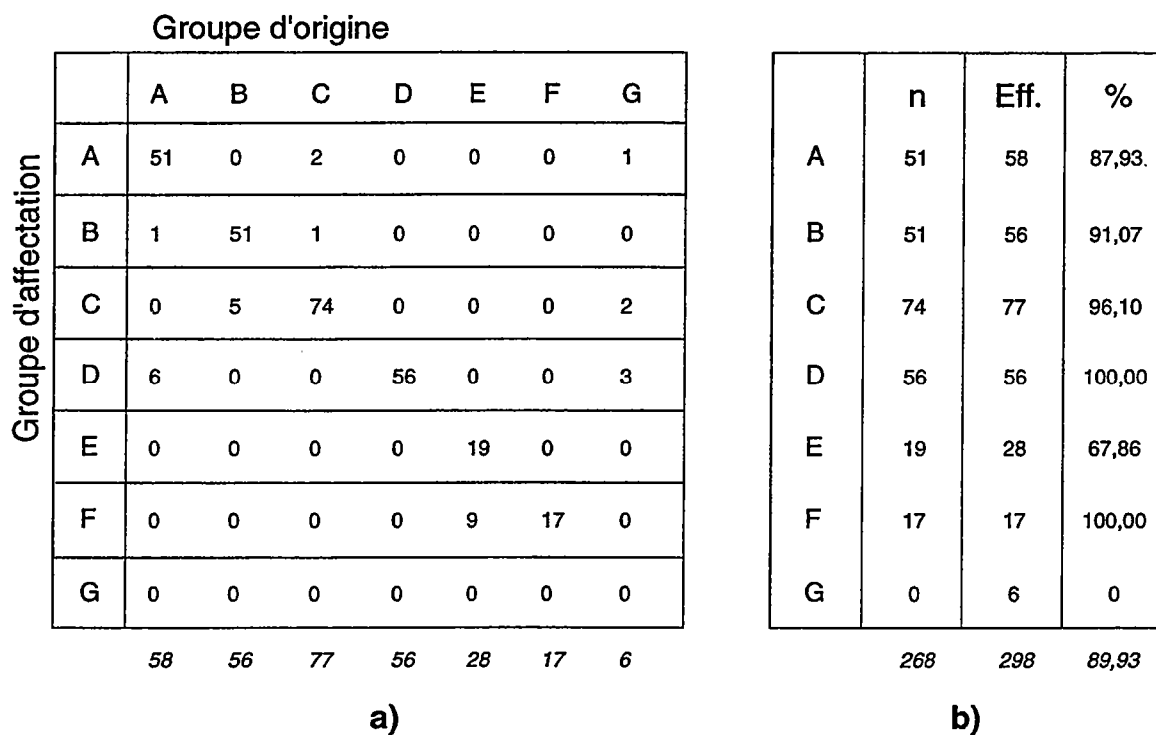


Fig. 79. - Répartition des individus du deuxième échantillon : échantillon de base (n=298). a) Groupe d'affectation par rapport au groupe d'origine; b) Pourcentage apparent de bien classés.

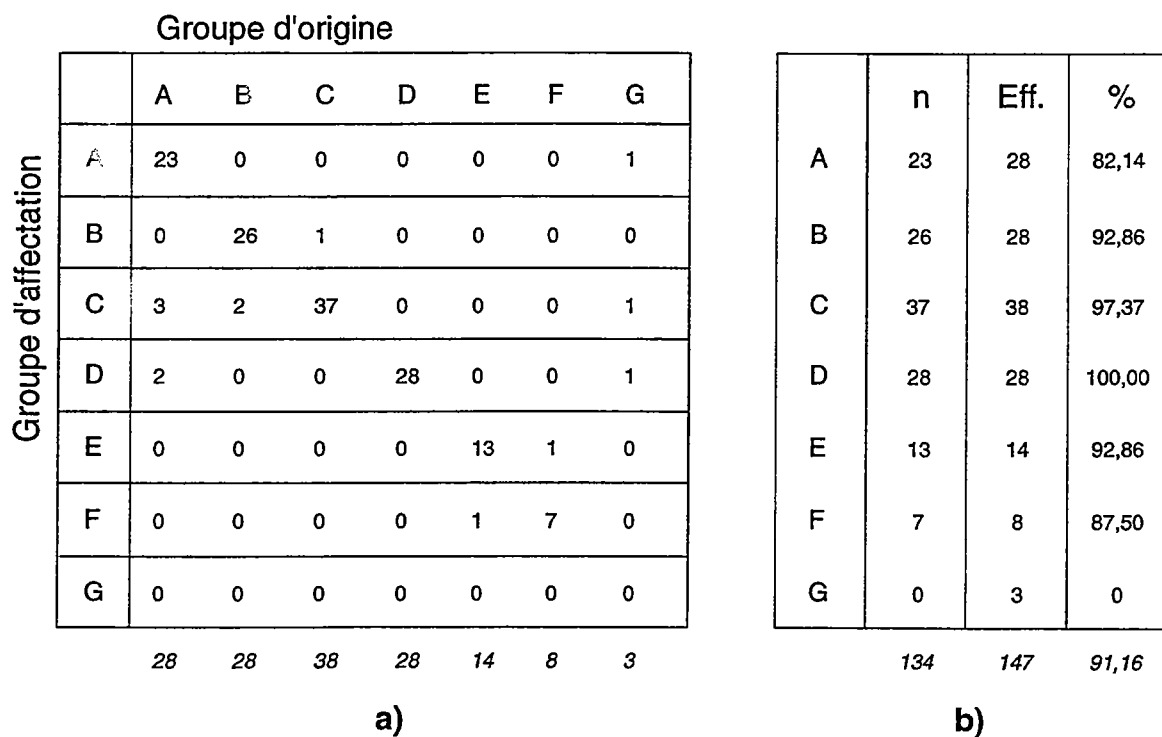


Fig. 80.- Répartition des individus du deuxième échantillon : échantillon test (n=147). a) Groupe d'affectation par rapport au groupe d'origine; b) Estimation du pourcentage théorique de bien classés.

GROUPES	ECHANTILLON DE BASE		ECHANTILLON TEST	
	effectifs	pourcentage	effectifs	pourcentage
Groupe A	58	19,86	28	19,44
Groupe B	56	19,18	28	19,44
Groupe C	77	26,37	38	26,39
Groupe D	56	19,18	28	19,44
Groupe E	28	9,59	14	9,72
Groupe F	17	5,82	8	5,56
<b>Total</b>	<b>292</b>	<b>100,00</b>	<b>144</b>	<b>100,00</b>

Fig. 81. - Répartition des individus du deuxième échantillon (n=436) dans l'échantillon de base et dans l'échantillon test pour les six groupes.

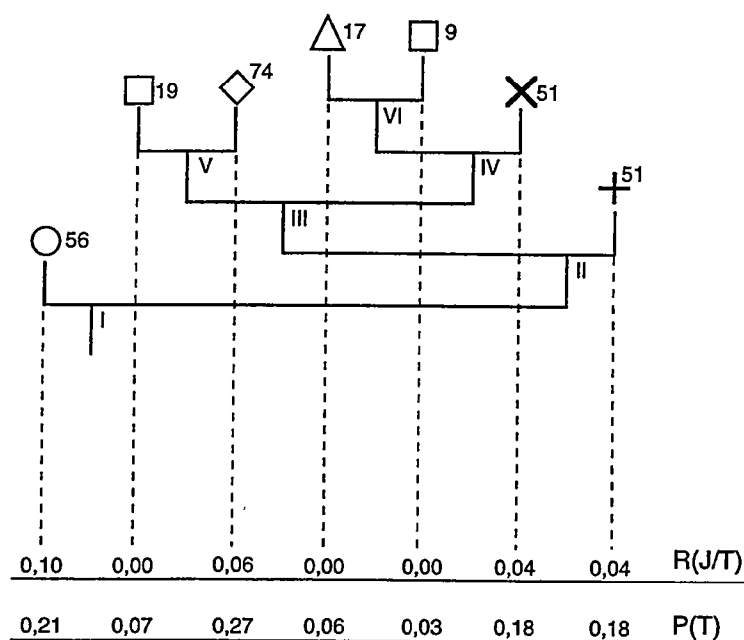


Fig. 82.- Arbre élagué de l'échantillon de base avec les valeurs R(J/T) et P(T), calculées pour chaque groupe. Les nœuds sont indiqués en lettres romaines et les groupes sont indiqués par les symboles suivants. Groupe A : +; groupe B : X; groupe C : ◇; groupe D : ○; groupe E : □; groupe F : △. Le nombre près du symbole correspond aux individus du groupe bien classés.

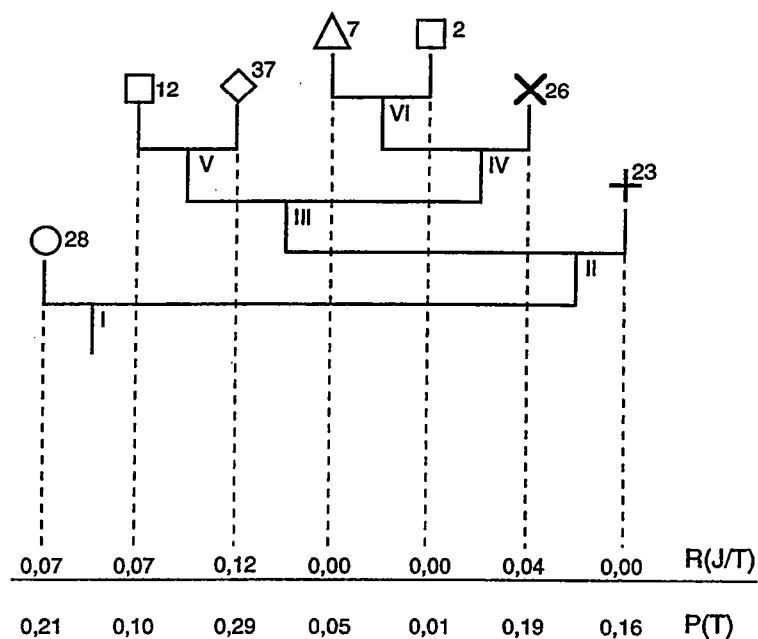


Fig. 83. - Arbre élagué de l'échantillon test avec les valeurs  $R(J/T)$  et  $P(T)$ , calculées pour chaque groupe. Les nœuds sont indiqués en lettres romaines et les groupes sont indiqués par les symboles suivants. Groupe A : +; groupe B : X; groupe C : ◇; groupe D : O; groupe E : □; groupe F : △. Le nombre près du symbole correspond aux individus du groupe bien classés.

	Groupe A	Groupe B	Groupe C	Groupe D	Groupe E	Groupe F
$L_c$ mm	$\leq 0,145$	$> 0,145$	$> 0,145$		$> 0,145$	$> 0,145$
$l_c$ mm		$\leq 0,110$	$\leq 0,115$		$> 0,110$	$> 0,110$
$l_a$ mm					$\leq 0,130$	$> 0,130$
$l_1$ mm						
$l_2$ mm						
$N_1$						
$N_2$		$\leq 6,5$	$> 6,5$		$\leq 6,5$	$\leq 6,5$
$N$	$\leq 25,5$	$\leq 25,5$	$\leq 25,5$	$> 25,5$	$\leq 25,5$	$\leq 25,5$

Fig. 84. - Règles d'affectation établies sur le deuxième échantillon d'individus.

		Groupe d'origine					
Groupe d'affectation		A	B	C	D	E	F
	A	51	0	2	0	0	0
	B	1	51	1	0	0	0
	C	0	5	74	0	0	0
	D	6	0	0	56	0	0
	E	0	0	0	0	28	0
	F	0	0	0	0	0	17
		58	56	77	56	28	17

a)

	n	Eff.	%
A	51	58	87,93
B	51	56	91,07
C	74	77	96,10
D	56	56	100,00
E	28	28	100,00
F	17	17	100,00
	277	292	94,86

b)

Fig. 85. - Répartition des individus du deuxième échantillon : échantillon de base (n=292). a) Groupe d'affectation par rapport au groupe d'origine; b) Pourcentage apparent de bien classés.

		Groupe d'origine					
Groupe d'affectation		A	B	C	D	E	F
	A	23	0	0	0	0	0
	B	0	26	1	0	0	0
	C	3	2	37	0	0	0
	D	2	0	0	28	0	0
	E	0	0	0	0	14	1
	F	0	0	0	0	0	7
		28	28	38	28	14	8

a)

	n	Eff.	%
A	23	28	82,14
B	26	28	92,86
C	37	38	97,37
D	28	28	100,00
E	14	14	100,00
F	7	8	87,50
	135	144	93,75

b)

Fig. 86.- Répartition des individus du deuxième échantillon : échantillon test (n=144). a) Groupe d'affectation par rapport au groupe d'origine; b) Estimation du pourcentage théorique de bien classés.

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
$L_c$	0,7566	0,0749	0,1685
$I_c$	0,8870	0,0887	0,0243
$I_a$	0,7592	0,1596	0,0812
$I_1$	0,9562	0,0000	0,0438
$I_2$	0,8544	0,1335	0,0120
$N_1$	0,7446	0,0454	0,2100
$N_2$	0,7845	0,1340	0,0815

a)

	AXE 1	AXE 2	AXE 3
A	0,7981	0,0548	0,1471
B	0,1358	0,0275	0,8367
C	0,2000	0,7098	0,0902
F	0,4438	0,3494	0,2068

b)

Groupes	A	B	C	F
A	0,0000			
B	2,1350	0,0000		
C	2,6566	2,7592	0,0000	
F	4,8270	4,7758	5,0383	0,0000

c)

Groupes	A	B	C	F
A	12	-	-	-
B	-	7	-	-
C	-	-	4	-
F	-	-	-	1

d)

Fig. 87. - Paramètres principaux de l'analyse factorielle discriminante (2<sup>ème</sup> échantillon d'individus) : a) qualité de la représentation (corrélations carrées) des variables; b) qualité de la représentation (cosinus carré) des centres de gravité des groupes; c) la distance de Mahalanobis entre les groupes; d) tableau d'appartenance.



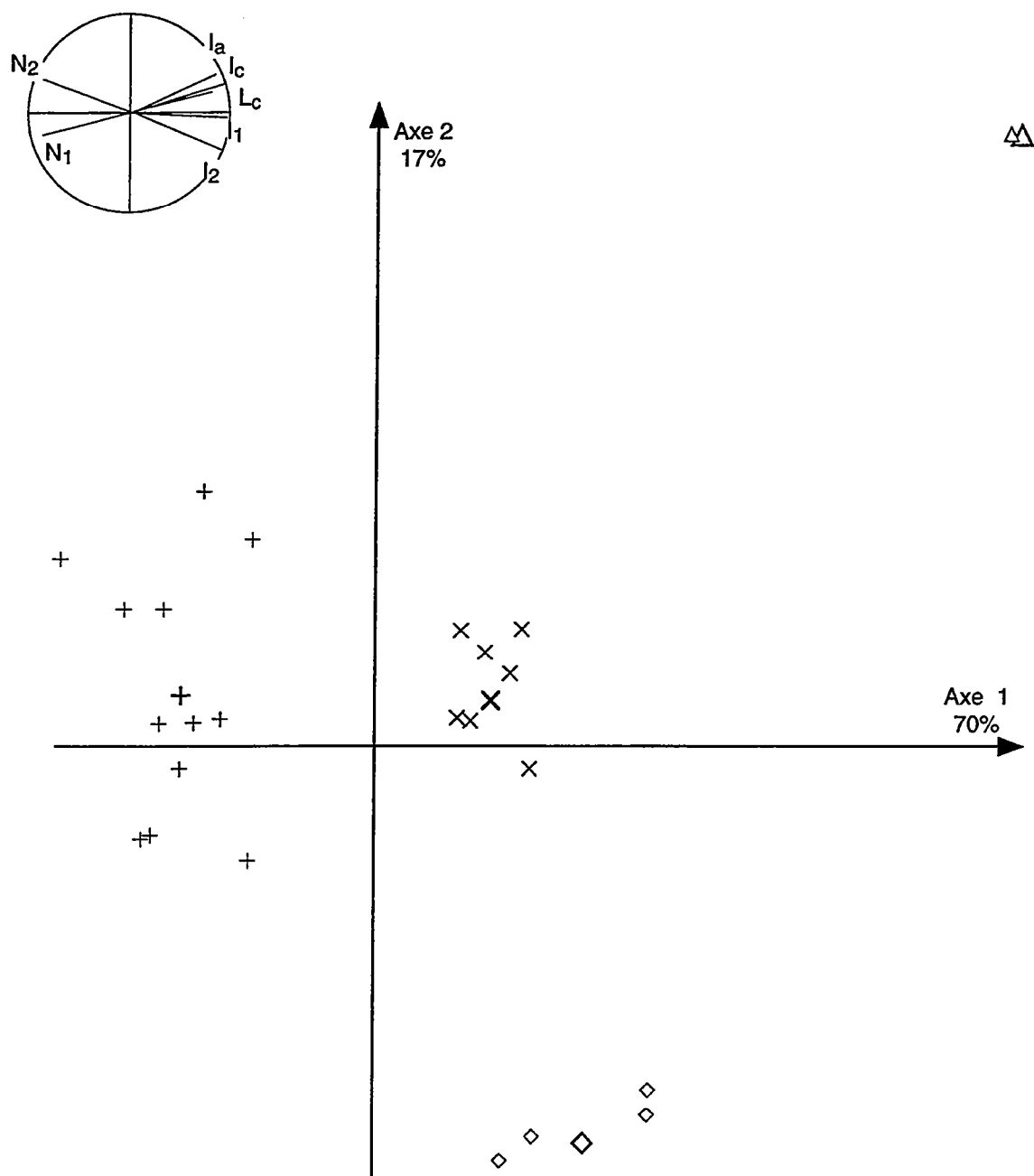


Fig. 88. - Cercle de corrélation des variables et projection des individus du deuxième échantillon sélectionné sur les axes factoriels 1 et 2 de l'AFD. Les variables utilisées ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ) sont indiquées dans le schéma morphométrique de la Fig. 15 et les individus sont représentés par des symboles. Groupe A : centre de gravité  $+$ , individu bien représenté  $+$ . Groupe B : centre de gravité  $\times$ , individu bien représenté  $\times$ . Groupe C : centre de gravité  $\diamond$ , individu bien représenté  $\diamond$ . Groupe F : centre de gravité  $\triangle$ , individu bien représenté  $\triangle$ .

## 7. Résultats des analyses

L'analyse discriminante montre que les groupes considérés sont bien différenciés sur la base des caractères morphologiques choisis. De plus, l'ensemble des analyses permet de considérer les variables les plus discriminantes et de retenir des valeurs limites pour leur variabilité morphologique. Les analyses discriminantes en arbre de décision fournissent plusieurs éléments d'aide à la décision dans le choix des meilleurs limites à retenir pour l'ensemble des individus mesurés.

### *Implications taxinomiques*

Les types morphologiques distingués dans le genre *Nowakia* portent une signification taxinomique précise. Plusieurs éléments caractérisent les types morphologiques correspondant aux groupes des analyses discriminantes : (1) une différence morphologique définie quantitativement; (2) une répétition de ces caractères dans les assemblages de différents niveaux stratigraphiques; (3) une continuité au cours du temps. A partir de ces considérations et en s'appuyant sur la hiérarchisation des caractères chez les Dacryoconarides (Chap. VI), on considère chaque groupe morphologique comme représentatif d'une espèce : le groupe A correspond à *Nowakia kabylica*, le groupe B à *Nowakia pragensis*, le groupe C à *Nowakia acuaria* s.str., le groupe D à *Nowakia multiannulata*, le groupe E à *Nowakia lata* et le groupe F à *Nowakia ampla*. La reconnaissance d'une espèce est donc basée sur l'établissement de critères morphologiques précis et sur la complémentarité de plusieurs méthodes biométriques. Dans la procédure suivie, l'observation des individus à la loupe binoculaire se révèle fondamentale, car elle suggère des critères et permet une vérification a posteriori de la cohérence des résultats obtenus par les méthodes biométriques. Trois espèces sont nouvelles et sont issues du "groupe *Nowakia acuaria*", alors que les trois autres correspondent à des espèces déjà décrites. La valeur spécifique des groupes morphologiques définis est corroborée par l'analyse de l'espèce *Nowakia richteri* du Dévonien inférieur (Fig. 54-55), qui montre des distances de Mahalanobis ( $D^2$ ) à peu près équivalentes entre les groupes définis a priori.

Tous ces groupes sont bien différenciés les uns des autres en fonction des caractères morphologiques de la région apicale à exception du groupe G, qui est confondu avec le groupe D, C et A. Chez ce groupe G, l'alternance d'anneaux plus forts et d'anneaux plus fins dans la région distale de la coquille est une caractéristique de *Peneauia biannulata*. L'analogie entre l'espèce *Peneauia biannulata* (groupe G) et les trois espèces *Nowakia multiannulata* (groupe D), *N. acuaria* s.str. (groupe C) et *N. kabylica* (groupe A) peut être considérée comme une simple ressemblance de la partie proximale de la coquille qui, au cours de l'ontogenèse, représente le stade juvénile de l'organisme (cas possible d'hétérochronie de développement). La dernière analyse en arbre de décision (Fig. 82-83) révèle la position intermédiaire de *Nowakia lata* (groupe E), entre *N. acuaria* s.str. (groupe C) et *Nowakia ampla* (groupe F).

Les analyses discriminantes en arbre de décision binaire constituent un support valide dans la définition des valeurs limites pour les caractères morphologiques de chaque espèce. Les

trois nouvelles espèces sont clairement distinguées de toutes les autres : *Nowakia multiannulata*, représentée par le groupe D, est définie par une valeur de  $N > 25,5$  (deuxième application du programme SPAD-S sur le deuxième échantillon d'individus), *Nowakia lata*, illustrée par le groupe E, est différenciée par  $l_c > 0,110$  mm et  $N_1 > 8,5$  (premier et deuxième échantillons d'individus) et *Nowakia ampla*, exprimée par les individus du groupe F, se distingue par  $l_c > 0,110$  mm et  $N_1 \leq 8,5$  (premier échantillon d'individus). Les trois autres espèces sont aussi bien caractérisées : *Nowakia kabylica*, représentée par le groupe A, est définie par les valeurs de  $L_c \leq 0,145$  mm et  $l_c \leq 0,075$  mm, qui sont en général valides, sauf pour quelques rares spécimens; *Nowakia pragensis*, illustrée par le groupe B, est caractérisée par  $l_c \leq 0,110$  mm associée à  $N_1 \leq 11,5$ . Ces valeurs sont en général valides sauf pour un nombre restreint de spécimens ou  $N_1 = 12$ ; *Nowakia acuaria* s.str., représentée par le groupe C, montre une plus large variabilité morphologique que les autres espèces, avec  $l_c \leq 0,110$  et  $N \leq 25,5$ .

La définition de différentes espèces et leurs relations sont exposées de façon plus exhaustive dans la partie systématique.



## CHAPITRE VI

### SYSTÉMATIQUE ET BIOSTRATIGRAPHIE DES *NOWAKIA*



## 1. Le "groupe d'espèces *Nowakia acuaria*"

Plusieurs études détaillées sur les Dacryoconarides, mentionnent une large variabilité morphologique de l'espèce *Nowakia acuaria* (Boucek, 1964, 1967; Lardeux, 1969; Alberti, 1970c, 1979, 1993). Pour la première fois, Boucek (1967) qualifie *N. acuaria* de "groupe d'espèces" en reconnaissant l'éventualité d'espèces différentes et de sous-espèces au sein de ce taxon. Afin de mieux définir la variabilité intra et inter-spécifique de l'espèce, différents auteurs avaient souligné la nécessité d'une étude biométrique sur des populations de *N. acuaria* (Lardeux, 1969; Alberti, 1970c, 1993). Un tableau récapitulatif des mesures morphologiques, concernant *N. acuaria* et les espèces proches, résume les données biométriques fournies par les travaux antérieurs (Fig. 89).

Au Praguien, *Nowakia acuaria* est sans doute l'espèce la plus citée de tous les Dacryoconarides que ce soit dans les travaux paléontologiques, ou dans les études de stratigraphie générale. Au cours des dernières années, de nouvelles espèces de *Nowakia* ont été définies dans le Praguien : *N. kabylica* ALBERTI, 1980 (= *N. sororcula* LUKES, 1982a) et *N. pragensis* LUKES, 1991.

L'analyse biométrique de représentants du genre *Nowakia* du Praguien, provenant du bassin de Prague, permet de distinguer de nouvelles espèces au sein du "groupe *Nowakia acuaria*". Trois espèces, *Nowakia lata*, *Nowakia multiannulata* et *Nowakia ampla* ont été extraites du "groupe *Nowakia acuaria*" tel qu'il était utilisé dans la littérature; la variabilité de l'espèce *acuaria* se trouve ainsi limitée par leur définition (Gessa, 1996).

## 2. SYSTÉMATIQUE

ORDRE Dacryoconarida FISHER, 1962

Famille Nowakiidae LJASCHENKO, 1955

GENRE **Nowakia** GÜRICH, 1896

ESPÈCE TYPE *Tentaculites cancellatus* RICHTER, 1854

GENRES SYNONYMES: *Alaina* LJASCHENKO, 1966; *Variella* LJASCHENKO, 1966; *Dmitriella* LJASCHENKO 1966; *Turkestanella* KLISHEVICH, 1968; *Scyphaella* KLISHEVICH, 1968.

CARACTÈRES DIAGNOSTIQUES. Coquille caractérisée par une ornementation transversale faite d'anneaux prononcés, à profil anguleux, et par une ornementation longitudinale constituée de costules bien développées. La chambre initiale est bien distincte et en forme de goutte.

ESPECES	VARIABLES	L mm	l <sub>d</sub> mm	α	L <sub>c</sub> mm	l <sub>c</sub> mm	l <sub>a</sub> mm	N.a. prox. /1 mm - 0.5 mm	N.a. med. /1 mm - 0.5 mm	N.a. dist. /1 mm	N.a. prox. /largeur	N.a. med. /largeur	N.a. dist. /largeur	NAT	Cost. 0,2 mm /1/2 circonf.	Cost. prox. /1/2 circonf.	Cost. med. /1/2 circonf.	Cost. dist. /1/2 circonf.
<i>Nowakia acuarla</i> (Rh. Richter) nov. emend. Zagora 1964		7	1.10	7-10°	0.2	0.10-0.12	-	-	-	-	2-3	-	3-8	45	-	10	15-20	40
<i>Nowakia acuarla</i> (Richter 1854) Boucek 1964		4.5-7	0.8-1	7-10°	0.15	0.10	0.07	18-20	-	7-8 6-4	1.5-2	4-6	5-8	-	5-8	-	-	-
<i>Nowakia acuarla</i> (Richter 1854) Lardeux 1969		2-6	0.4-0.9	9-13°	0.15-0.2	0.08-0.15	0.08-0.12	18-25	11-16	8-13	7	5-6	4-5	-	-	6-7	14-20	20-28
<i>Nowakia acuarla</i> (Richter 1854) Alberti 1970		3.5-4.8	0.85	8-9°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nowakia aff. acuarla</i> (Richter 1854) Alberti 1970		3.9-4.8	0.75-0.85	8-9°	0.11-0.13	-	-	25	-	6-9	-	-	-	50-59	-	-	-	-
<i>Nowakia aff. acuarla</i> (Richter 1854) Lötke 1974		4.6	0.8-0.9	11-12°	-	0.10	-	20	10	7	-	-	-	-	-	-	-	40-45
<i>Nowakia</i> (Nowakia) <i>acuarla hercynilana</i> Alberti 1993		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	60-70
<i>Nowakia</i> (Nowakia) <i>acuarla anteaacuarla</i> Alberti 1993		-	-	-	-	-	-	30	16-18	18	-	-	-	-	-	-	-	30
<i>Nowakia</i> (Nowakia) <i>acuarla</i> ssp. A. Alberti 1993		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nowakia</i> (Nowakia) <i>acuarla</i> ssp. B. Alberti 1993		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nowakia sororcula</i> Lukes 1982 Lukes 1982		1.5-2	0.2-0.32	4-6°	0.1-0.19	0.07-0.11	0.05-0.07	* 11-18	* 7-9	-	-	-	-	-	-	-	8-10	-
<i>Nowakia pragensis</i> Lukes 1991 Lukes 1991		2-3.5	0.3-0.34	4-6°	0.16	0.08	-	* 8-10	* 4	-	-	-	-	-	-	6	8-10	-
<i>Turkestanella acuarla</i> (Richter 1854) Klishevich 1968		3-4.1	0.7-0.8	10°	0.2	0.1	-	-	-	-	2-3	3	3-4	33-35	-	12	-	48
<i>Turkestanella acuarla</i> (Richter 1854) Ludvigsen 1972		7	1	8-13°	0.12-0.29	0.11-0.2	0.10-0.2	14-24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Turkestanella minuta</i> n.sp. Ludvigsen 1972		3.5	0.35	9-12°	0.10-0.15	0.07-0.10	0.08-0.07	22-29	-	14-17	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Peneaula blannulata</i> Lardeux 1969 Lardeux 1969		4.4-5.6	0.65-0.8	8-11°	0.1	0.05	-	20-28	15-17	-	5-7	7-8	9-11	60-90	-	-	-	-
<i>Peneaula blannulata</i> Lardeux 1969 Alberti 1993		6	0.96	8-12°	0.16-0.2	0.1-0.12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35-40

Fig. 89. - Tableau récapitulatif des données morphométriques décrites dans la littérature pour *Nowakia acuarla* et des taxons proches. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.



L'ensemble de ces caractères est suffisant pour séparer *Nowakia* des autres genres de la famille; une description détaillée du genre *Nowakia* et une analyse de ses relations avec les autres genres ont été données par Boucek (1964), Lardeux (1969) et Alberti (1970a, 1993).

REMARQUE. La coquille du genre *Nowakia* présente les caractères morphologiques suivants : 1) forme conique devenant subcylindrique au cours de la croissance; 2) chambre initiale en forme de goutte, bien distincte du reste de la coquille et parfois pourvue d'un petit prolongement apical; 3) anneaux transversaux prononcés, à profil aigu; 4) ornementation longitudinale constituée par des costules qui débutent dès la chambre initiale. Le caractère discriminant du genre est représenté par le profil aigu des anneaux. La distinction de différentes espèces au sein du genre *Nowakia* s'appuie ici sur les mesures des caractères morphologiques indiqués sur la Fig. 15 (Chap. III).

DISCUSSION. Le genre *Nowakia* est le représentant typique de la famille des Nowakiidae, comprenant par ailleurs *Viriatellina* BOUCEK, 1964, *Viriatella* LJASCHENKO, 1957, *Guerichina* BOUCEK et PRANTL, 1961 et *Peneauia* LARDEUX, 1969. Les genres nouveaux, *Alaina*, *Variella*, *Dmitriella* institués par Ljaschenko (1966) et *Turkestanella*, *Scyphaella* proposés par Klishevich (1968) dans la famille des Nowakiidae, ne diffèrent pas suffisamment, à notre avis, du genre *Nowakia*. Ils sont considérés ici comme des synonymes de ce taxon. La valeur générique de ces nouveaux taxons avait déjà été discutée par Lardeux (1969, p. 238) et par Alberti (1993). Ce dernier auteur rejette la validité du genre *Turkestanella* KLISHEVICH, 1968, fondé sur la même espèce-type que le genre *Nowakia* qui bénéficie de l'antériorité (Alberti, 1970c; 1972; 1993). Alberti (1993) utilise des genres créés par Ljaschenko (1966) et Klishevich (1968) avec un statut de sous-genres de *Nowakia*. Ce niveau taxinomique ne nous paraît pas justifié dans la mesure où les éventuelles différences morphologiques nous semblent plutôt relever du niveau spécifique. Un certain nombre d'espèces décrites par Klishevich (*Turkestanella clathrata* 1968, *Alaina zeravschanica* 1977 (= *Schyphaella zeravschanica* 1968) paraissent appartenir au "groupe *Nowakia acuaria*", mais la préservation des spécimens figurés rend délicate leur identification spécifique.

*Nowakia acuaria* (RICHTER, 1854) s.str.

(Pl. 1, Fig. 1-6, 8-11; Pl. 2, Fig. 1-5, 8-10; Pl. 6, Fig. 1a-b)

1854.- *Tentaculites acuarius* n. sp.- Richter, p. 285, pl. III, fig. 3-9.

1964.- *Nowakia acuaria* (RICHTER) nov. emend.- Zagora, p. 1237, pl. I, fig. 1-2, 4-5, 7-10; pl. II, fig. 1; pl. IX, fig. 3. (non pl. I, fig. 6, pl. II, fig. 2 = spécimens incomplets; non pl. I, fig. 3 = spécimen déformé).

p 1964.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Boucek, p. 60-69, fig. 13-14; pl. I, fig. 1, 6-7; pl. II, fig. 6-8; pl. III, fig. 2-3. (non fig.-texte 15, pl. II, fig. 3 = *Nowakia lata* n. sp.; non fig.-texte 10-11, 16-17, pl. I, fig. 2-5, pl. II, fig. 1-2, 4-5, pl. III, fig. 1, 4-6, pl. IV, fig. 1-4 = spécimens incomplets).

- 1967.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Churkin & Brabb, p. 237-238, 241, pl. I, fig. 1, 2. (non pl. I, fig. 3, 7 = spécimens incomplets; non pl. I, fig. 8 = spécimen déformé).
- 1968.- *Turkestanella acuaria* (RICHTER).- Klishevich, p. 132-133, pl. XIII, fig. 1. (non pl. XIII, fig. 2-3 = spécimens indéterminables).
- p 1969.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Lardeux, p. 91-96, fig. 64, 66; pl. XXX, fig. 1-2; pl. XXXI, fig. 1, 4-5, pl. XXXII, fig. 1-4. (non fig. 65, pl. XXXI, fig. 6-7 = *Nowakia lata* n. sp.; non pl. XXX, fig. 3, pl. XXXI, fig. 8 = spécimens incomplets; non pl. XXXI, fig. 2-3 = spécimens déformés).
- 1970.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Churkin & Carter, p. 62, pl. 16, fig. 1-2 (non pl. 16, fig. 3-6 = spécimens incomplets; non pl. 16, fig. 7-8 = spécimens déformés).
- 1970.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Freyer & Hirschmann, p. 509, (non pl. 1, fig. 4 = spécimen indéterminable).
- ? 1970a.- *Nowakia* sp. A ex aff. *acuaria* (RICHTER).- Alberti, pl. 1, fig. 10-11.
- 1970b.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Alberti, p. 162-164, pl. 20, fig. 2-3. (non pl. 20, fig. 1, 4-5 = spécimens incomplets).
- 1970c.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Alberti, p. 391-392.
- 1970c.- *Nowakia* aff. *acuaria* (RICHTER).- Alberti, p. 392-393, pl. 1, fig. 1-2, 4. (non pl. 1, fig. 3, 5 = spécimens incomplets).
- p 1972.- *Turkestanella acuaria* (RICHTER).- Ludvigsen, p. 309-312, pl. 1, fig. 8; pl. 3, fig. 4; (non pl. 1, fig. 6, 11 = *Nowakia lata* n. sp.; non pl. 1, fig. 5, 7, pl. 3, fig. 3, 5-6 = spécimens incomplets; non pl. 1, fig. 1-4, 9-10, 12-13 = spécimens déformés).
- ? 1972.- *Turkestanella minuta* n. sp.- Ludvigsen, p. 312, pl. 2, fig. 37-39. (non pl. 2, fig. 40 = spécimen déformé).
- 1972.- *Nowakia* cf. *acuaria* (RICHTER).- Alberti, p. 95-99, pl. 1, fig. 1.
- 1973.- *Turkestanella acuaria* (RICHTER).- Cooper, p. 193-194, fig. 2.
- 1974.- *Nowakia* sp., aff. *acuaria* (RICHTER).- Lütke, p. 311-312, pl. 6, fig. 1. (non pl. 6, fig. 2 = spécimen incomplet).
- ? 1975.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Mu-Xinan, p. 395-396, pl. 1, fig. 1-2. (non pl. 1, fig. 3-5, 7 = spécimens incomplets; non pl. 1, fig. 6, 8 = spécimens déformés).
- 1977.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Al-Rawi, p. 49-50, fig. 6. (non pl. 1, fig. 1-2, 5 = spécimens incomplets; non pl. 1, fig. 3-4 = spécimens déformés).
- 1978.- *Nowakia* (*Turkestanella*) *acuaria* (RICHTER).- Klishevich *et al.*, p. 41, pl. LXVIII, fig. 1, 5 (non pl. LXVIII, fig. 2 = spécimen incomplet; non pl. LXVIII, fig. 3-4 = spécimens déformés).
- 1978.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Mu Dao Cheng, p. 272, pl. 16, fig. 1.
- 1979.- *Turkestanella acuaria* (RICHTER).- Veselinovic, p. 104, pl. 2, fig. 5, pl. 3, fig. 5. (non pl. 2, fig. 1, 4, 6, pl. 3, fig. 1, 3-4 = spécimens incomplets).
- 1980.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Jiang Zhin-wen, p. 509, pl. 1, fig. 15. (non pl. 1, fig. 16 = spécimen déformé).
- p 1982b.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Lukes, p. 74-75. (non pl. II, fig. 4 = *Nowakia lata* n. sp.; non pl. II, fig. 1-3, 5-6 = spécimens incomplets).
- ? 1984.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Alberti, p. 35-36, pl. 2, fig. 16.
- 1984.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Zagora, p. 5. (non pl. 1 = spécimens déformés).
- 1985b.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Alberti, p. 376-381. (non pl. 1, fig. 9 = spécimens incomplets).
- 1986.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Truyols-Massoni, p. 12-15. (non fig. 2 = spécimens déformés).
- 1988.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Truyols-Massoni, p. 89-93, pl. 1, fig. 1-4, 11-12. (non pl. 1, fig. 5-10, 13-17 = spécimens incomplets).
- 1989.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* (RICHTER).- Ruan Yiping et Mu Dao Cheng, p. 38-39. (non pl. 2, fig. 2 = spécimen déformé).
- 1990.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Garcia-Alcade *et al.*, p. 179, pl. 11, fig. 2 (non pl. 11, fig. 1 = spécimen incomplet).
- 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* (RICHTER).- Alberti, p. 30-32, pl. 10, fig. 9; pl. 11, fig. 12-13. (non pl. 11, fig. 14 = spécimen déformé).
- ? 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* cf. *acuaria*.- Alberti, pl. 12.
- ? 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria hercyniana* n. ssp.- Alberti, p. 32, pl. 11, fig. 10-11.

- ? 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* cf. *hercyniana* n. ssp.- Alberti, p. 32, pl. 11, fig. 6.  
 (non pl. 11, fig. 3-4 = échelle correcte ?; non pl. 11, fig. 5, 7-9 = spécimens incomplets).  
 ? 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* cf. *anteacuaria* n. ssp.- Alberti, p. 32, pl. 10, fig. 6-7.  
 ? 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* (RICHTER) ssp. A n. ssp.- Alberti, p. 32, pl. 10, fig. 8.

De nombreuses citations de *Nowakia acuaria* antérieures à 1960 sont contenues dans les listes de synonymie données par Zagora (1964), Boucek (1964) et Lardeux (1969).

NÉOTYPE. Spécimen figuré par Zagora (1964, pl. I, fig. 1), en raison de la perte du matériel original. Ce néotype provient de la partie supérieure des "Tentaculitenknollenkalk", d'âge Praguien : localité de Oberloquitz, chemin de Schneckenberg (feuille de Probstzella), Thuringe (Allemagne).

MATÉRIEL. Spécimens pourvus de leur test ou à l'état de moule interne (1505 individus) recueillis dans la coupe de Cerná rokle dans les niveaux : 8,80 m, 10,70 m, 14,50 m, 15,60 m, 18,10 m, 29,30 m, 33 m, 69 m, 71,60 m, 71,80 m, 86 m, 91 m, 97,65 m, 131 m, 132,80 m, 142,30 m, 150,70 m, 151,30 m, 153,70 m, 154,20 m, 155 m, 157,70 m, 159 m, 159,35 m et 159,50 m. Plusieurs spécimens provenant des bancs 36, 40 et 50 de la coupe de Velká Chuchle.

DESCRIPTION. Spécimens de taille moyenne à grande ( $L = 2-5$  mm), de forme conique très élancée ( $\alpha = 6-12^\circ$ ). La largeur de la coquille mesurée à différents intervalles varie entre les valeurs suivantes :  $0,06 \leq l_a \leq 0,11$  mm,  $0,11 \leq l_1 \leq 0,22$  mm,  $0,15 \leq l_2 \leq 0,34$  mm (Fig. 90b-c).

La chambre initiale est allongée avec des dimensions comprises entre les valeurs suivantes :  $0,12 \leq L_c \leq 0,3$  mm et  $0,06 \leq l_c \leq 0,11$  mm (Fig. 90a). Le degré d'allongement de la chambre initiale, indiqué par le rapport  $L_c/l_c$ , varie entre 3,3 et 1,2, et atteint une valeur moyenne de 1,9. Un court prolongement apical est parfois présent (Pl. 1, Fig. 8, 9a, 10, 11; Pl. 2, Fig. 4).

Les anneaux transversaux sont bien marqués et à profil aigu; leur nombre dans les deux premiers intervalles de mesure est de  $10 \leq N_1 \leq 17$  et  $5 \leq N_2 \leq 11$  (Fig. 90d).

Les valeurs moyennes (calculées sur l'ensemble des individus de l'espèce *acuaria* s.str.) sont:  $l_a = 0,08$  mm;  $l_1 = 0,15$  mm;  $l_2 = 0,23$  mm;  $L_c = 0,17$  mm;  $l_c = 0,09$  mm;  $N_1 = 13$ ;  $N_2 = 8$  (Fig. 91).

L'ornementation longitudinale est constituée par de fines costules au nombre de 2-3 sur une largeur de 0,05 mm dans les intervalles II à V (Pl. 1, Fig. 9b, 10, 11; Pl. 2, Fig. 4, 5, 8).

#### SYNTHÈSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET VARIABILITÉ.

Afin de mieux définir la morphologie de *Nowakia acuaria* s.str., une analyse en composantes principales a été faite sur 1371 individus (coupe de Cerná rokle), décrits par les caractères morphologiques de la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ). La projection

des variables et des individus est faite sur le plan factoriel, constitué par les axes 1 et 2, qui représentent 70% de l'inertie du nuage (Fig. 92). Les caractères liés à la longueur ( $L_c$ ) et aux largeurs ( $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ) de la coquille sont plutôt bien exprimés dans le demi-axe positif 1, où se retrouvent la plupart des individus. Une corrélation négative existe entre la longueur de la chambre initiale ( $L_c$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_1$ ). Une telle relation se traduit par des individus pourvus de nombreux anneaux dans le premier intervalle de mesure et une chambre initiale relativement courte, ainsi que par des spécimens caractérisés par des anneaux plus espacés et une chambre initiale plus longue. L'ensemble des caractères mesurés (Fig. 91) montre une légère variation qui reste toutefois dans les limites de variabilité de l'espèce.

Une comparaison des caractères morphologiques directement liés à la croissance ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ) est faite entre les assemblages de l'espèce dans les différentes parties de la coupe de Cerná rokle (Fig. 93-96). Afin de tester une éventuelle dérive morphologique de l'espèce au cours du temps, on a considéré les assemblages de *Nowakia acuaria* s.str. provenant de niveaux stratigraphiques successifs. Les caractères mesurés sur la chambre initiale ( $L_c$ ,  $l_c$ ) montrent une relative continuité à l'exception d'une légère diminution de la longueur de la chambre initiale. Les valeurs relatives aux largeurs de la coquille ( $l_1$ ,  $l_2$ ) indiquent une stabilité des modalités de croissance au cours du temps.

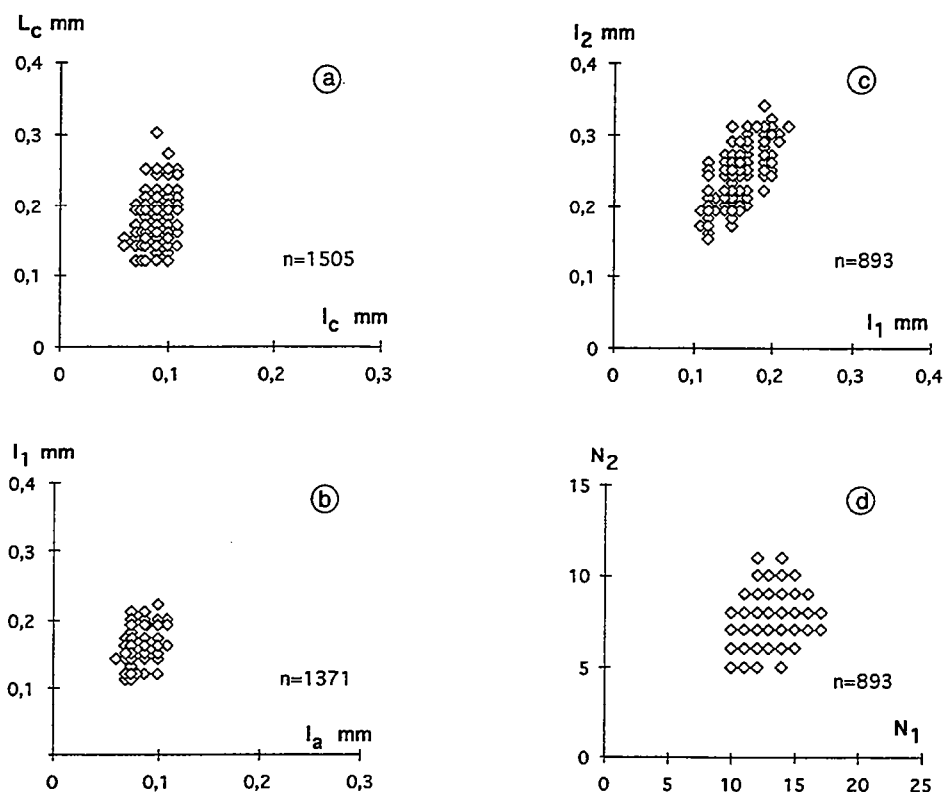


Fig. 90. - Diagrammes de dispersion pour différents caractères morphologiques mesurés sur l'ensemble des populations de *Nowakia acuaria* s. str., échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15. Le nombre d'individus,  $n$ , est indiqué dans chacun des graphiques. Celui-ci ne correspond pas obligatoirement au nombre de points reportés dans les graphiques du fait de la superposition de nombreux points.

*Nowakia acuaria* s.str. présente une certaine variabilité morphologique, qui se traduit à la fois dans les nombre d'anneaux (N) et la largeur de la région apicale ( $l_a$  et  $l_c$ ). Ces types morphologiques se différencient des individus moyens de *Nowakia acuaria* s.str. (Pl. 6, Fig. 1), mais, pour les critères choisis, ces variations restent du domaine intra-spécifique. La plasticité de *Nowakia acuaria* s.str. s'exprime dans une multiplicité de combinaisons entre les différents caractères morphologiques, soit dans un même niveau stratigraphique, soit à des niveaux différents.

Les individus recueillis dans le niveau 91 m de la coupe de Cerná rokle permettent de bien montrer cette variabilité. Le spécimen de *N. acuaria* s.str. (Pl. 1, Fig. 3) montre des anneaux nombreux ( $N = 25$ ) et une chambre initiale de taille moyenne; le spécimen (Pl. 1, Fig. 8) a aussi des anneaux resserrés ( $N = 24$ ) mais les largeurs de la région apicale sont un peu plus grandes ( $l_a = 0,09$  mm et  $l_c = 0,10$  mm). Les spécimens (Pl. 2, Fig. 2) et (Pl. 2, Fig. 3) entrent dans les valeurs moyennes de l'échantillon 91 m de *N. acuaria* s.str., de même que les individus (Pl. 1, Fig. 4) et (Pl. 1, Fig. 5) qui se différencient seulement par la largeur apicale ( $l_c = 0,10$  mm). Le spécimen (Pl. 2, Fig. 1) se caractérise par des anneaux plus espacés ( $N_1 = 11$  et  $N = 19$ ), mais les largeurs de la coquille entrent dans les valeurs moyennes de *N. acuaria* s.str.

ESPECES VARIABLES	$L_c$ mm	$l_c$ mm	$l_a$ mm	$l_1$ mm	$l_2$ mm	$l_3$ mm	$\alpha$	$N_1$	$N_2$	$N_3$	N
<i>Nowakia ampla</i> n=36	0.20-0.37 <b>0.28</b>	0.12-0.21 <b>0.16</b>	0.10-0.21 <b>0.15</b>	0.19-0.31 <b>0.23</b>	0.26-0.37 <b>0.30</b>	0.37-0.40 <b>0.38</b>	9-12° <b>10°</b>	5-8 <b>6</b>	3-7 <b>4</b>	2-4 <b>3</b>	5-15 <b>7</b>
<i>Nowakia multiannulata</i> n=359	0.10-0.21 <b>0.15</b>	0.06-0.11 <b>0.08</b>	0.06-0.10 <b>0.07</b>	0.10-0.17 <b>0.13</b>	0.14-0.28 <b>0.21</b>	0.20-0.37 <b>0.28</b>	5-10° <b>7°</b>	15-22 <b>17</b>	8-13 <b>10</b>	6-10 <b>7</b>	26-34 <b>28</b>
<i>Nowakia lata</i> n=59	0.16-0.29 <b>0.21</b>	0.12-0.16 <b>0.13</b>	0.09-0.16 <b>0.11</b>	0.15-0.23 <b>0.19</b>	0.22-0.31 <b>0.25</b>	0.30-0.40 <b>0.34</b>	6-12° <b>9°</b>	9-14 <b>11</b>	6-10 <b>7</b>	4-8 <b>5</b>	9-23 <b>14</b>
<i>Nowakia acuaria</i> s.str. n=1505	0.12-0.30 <b>0.17</b>	0.06-0.11 <b>0.09</b>	0.06-0.11 <b>0.08</b>	0.11-0.22 <b>0.15</b>	0.15-0.34 <b>0.23</b>	0.19-0.44 <b>0.31</b>	6-12° <b>8°</b>	10-17 <b>13</b>	5-11 <b>8</b>	3-10 <b>6</b>	10-25 <b>18</b>
<i>Nowakia pragensis</i> n=628	0.14-0.27 <b>0.20</b>	0.07-0.11 <b>0.08</b>	0.07-0.10 <b>0.08</b>	0.11-0.20 <b>0.14</b>	0.17-0.32 <b>0.22</b>	0.22-0.44 <b>0.31</b>	6-12° <b>8°</b>	7-12 <b>10</b>	3-8 <b>5</b>	2-7 <b>4</b>	8-19 <b>13</b>
<i>Nowakia kabylica</i> n=385	0.10-0.20 <b>0.14</b>	0.05-0.10 <b>0.07</b>	0.05-0.08 <b>0.07</b>	0.09-0.16 <b>0.12</b>	0.12-0.2 <b>0.17</b>	0.15-0.25 <b>0.20</b>	4-8° <b>6°</b>	10-17 <b>13</b>	6-11 <b>8</b>	5-9 <b>6</b>	11-27 <b>18</b>

Fig. 91. - Tableau récapitulatif des paramètres morphologiques discriminants pour les différentes espèces du genre *Nowakia* du Praguien observées dans la coupe de Cerná rokle. Pour chaque paramètre et chaque espèce, les valeurs moyennes sont indiquées en gras, tandis que les valeurs minimales et maximales sont séparées par un trait. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.

Avec l'aimable autorisation de la Revue de Micropaléontologie

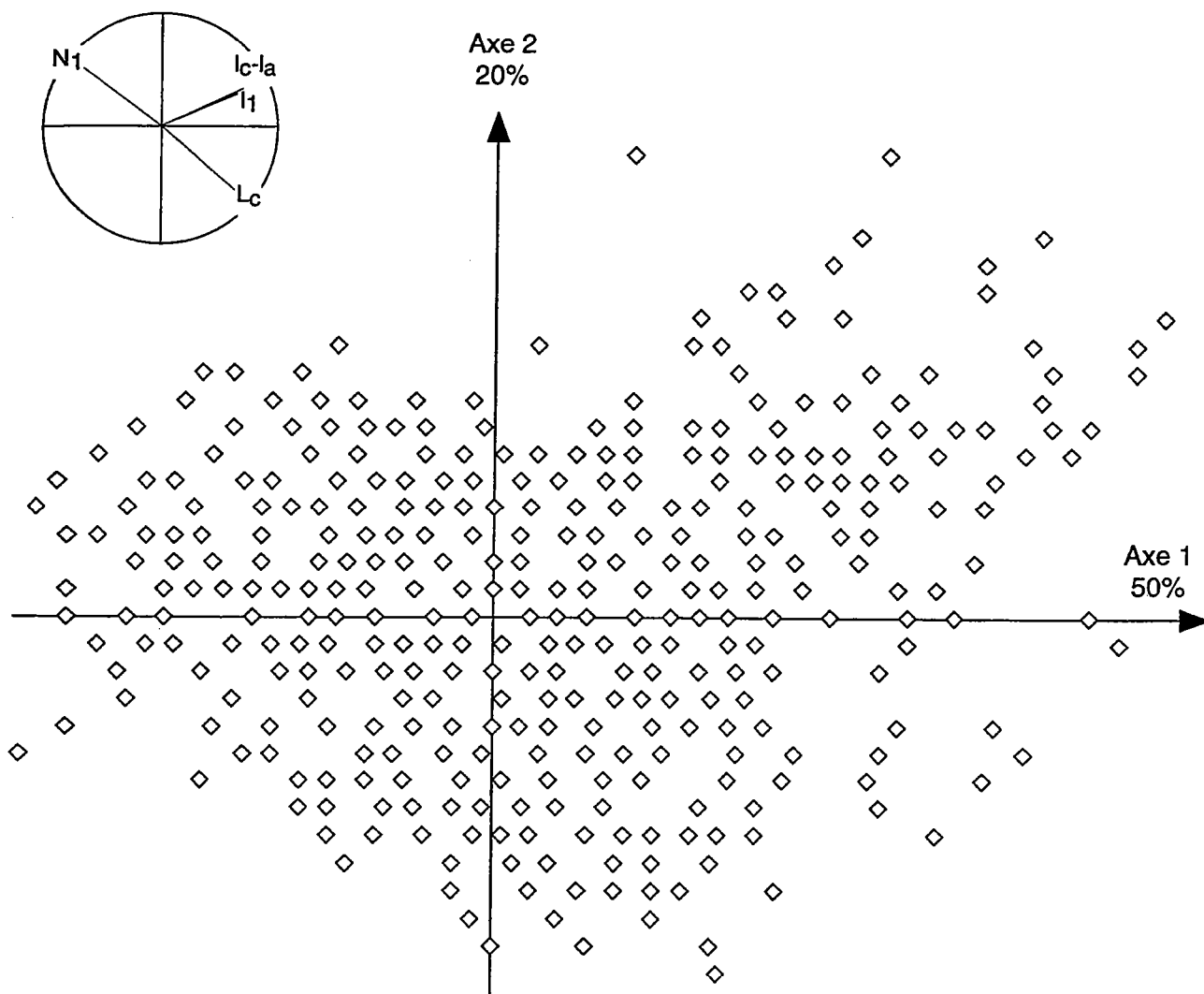


Fig. 92. - Cercles de corrélation des variables et projections des individus sur les axes factoriels 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales pour l'ensemble des populations de *Nowakia acuarua* s. str., échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.

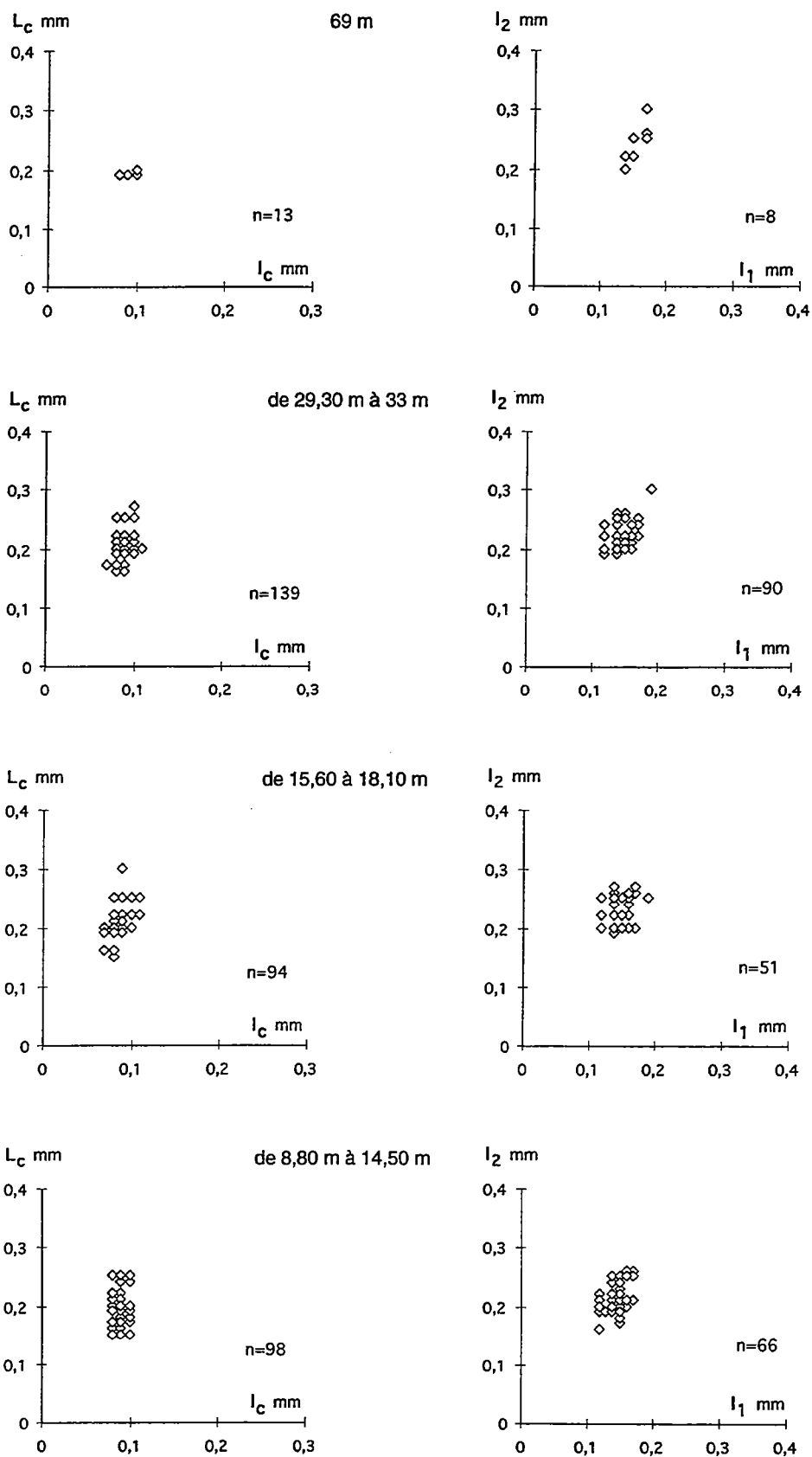


Fig. 93. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia acuaria* s. str., échantillonnées à différents niveaux dans la partie inférieure de la coupe de Cerná rokle.

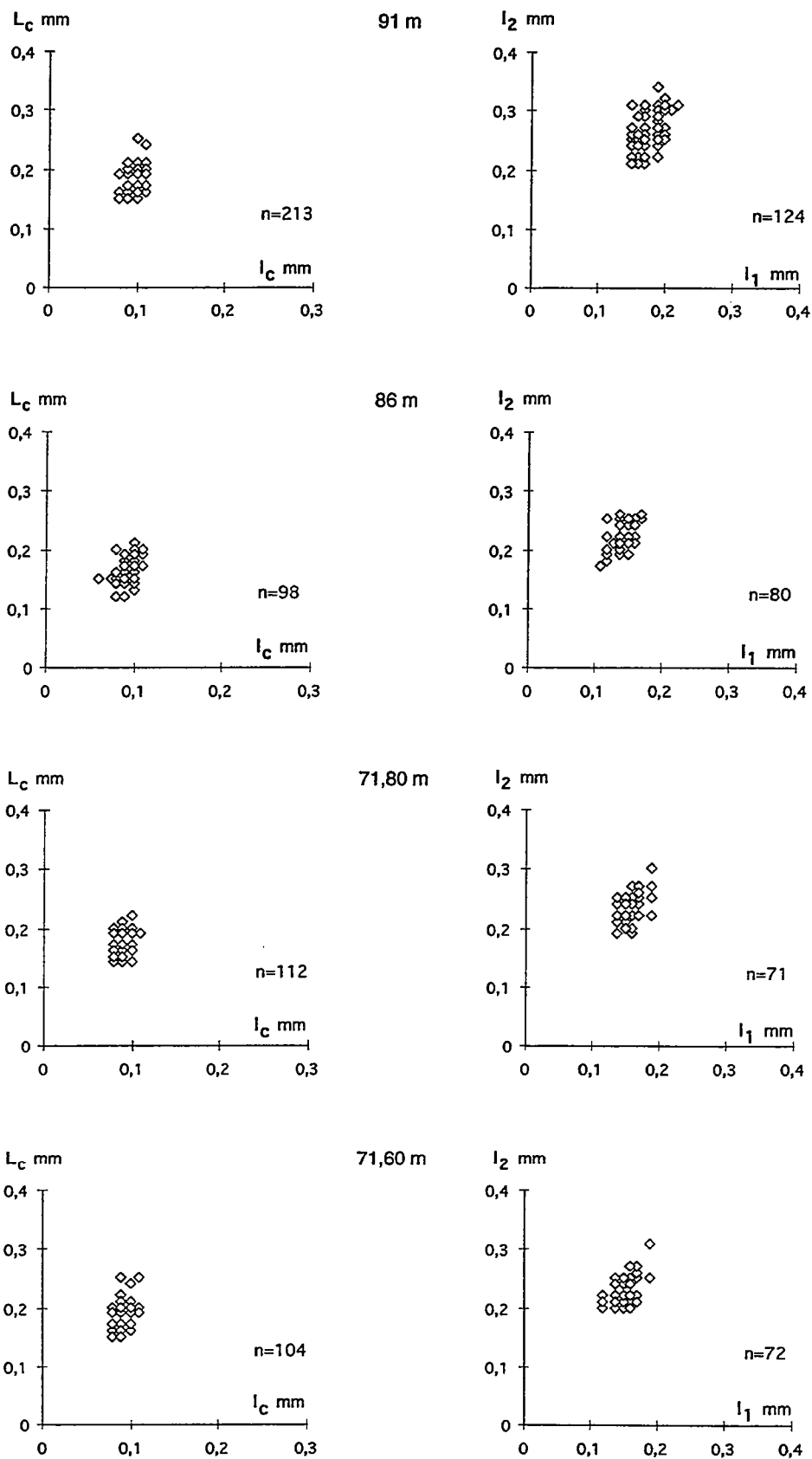


Fig. 94. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia acuaria* s. str., échantillonnées à différents niveaux dans la partie moyenne de la coupe de Cerná rokle.



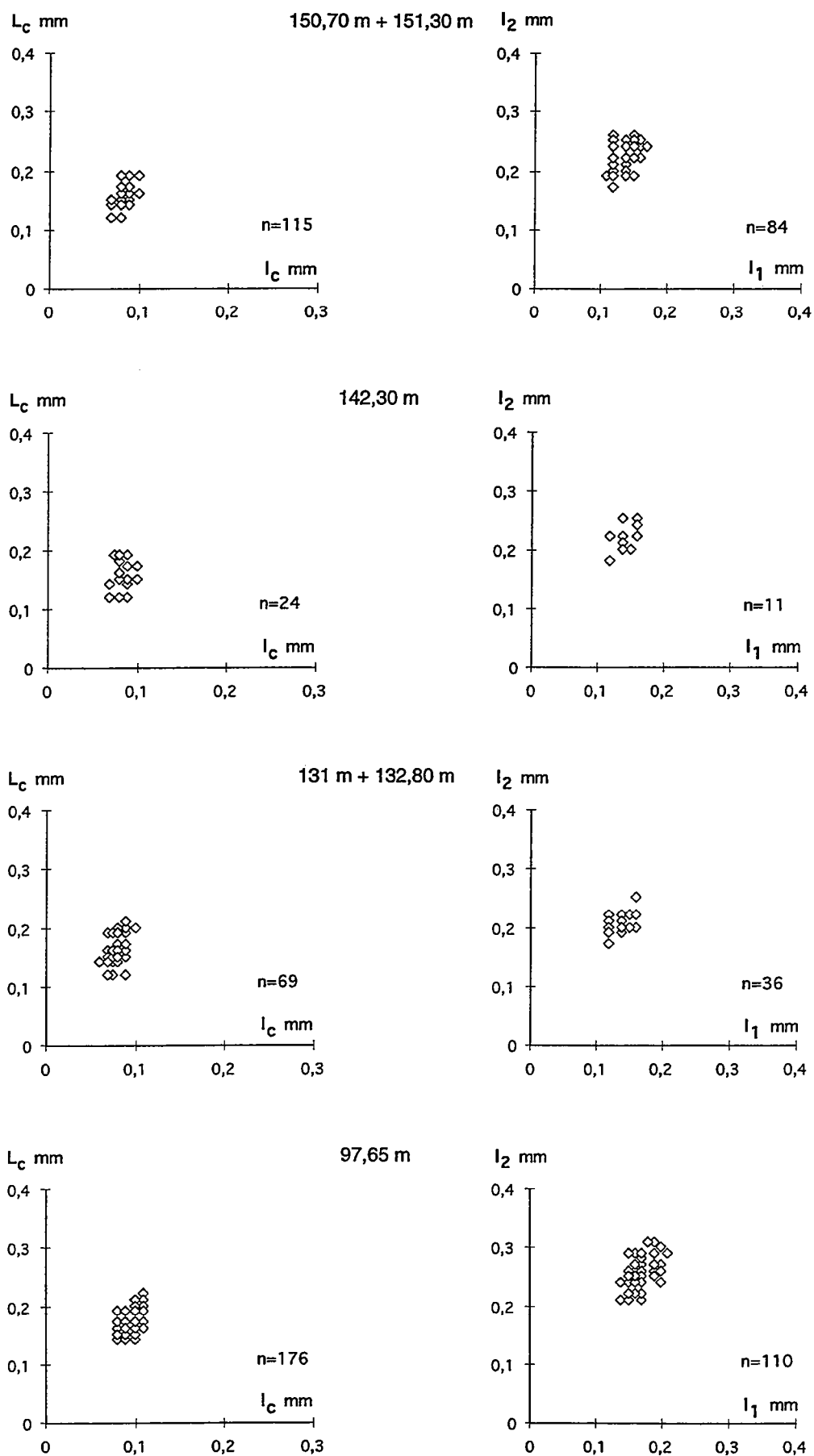


Fig. 95. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia acuaria* s. str., échantillonnées à différents niveaux dans la partie supérieure de la coupe de Cerná rokle.

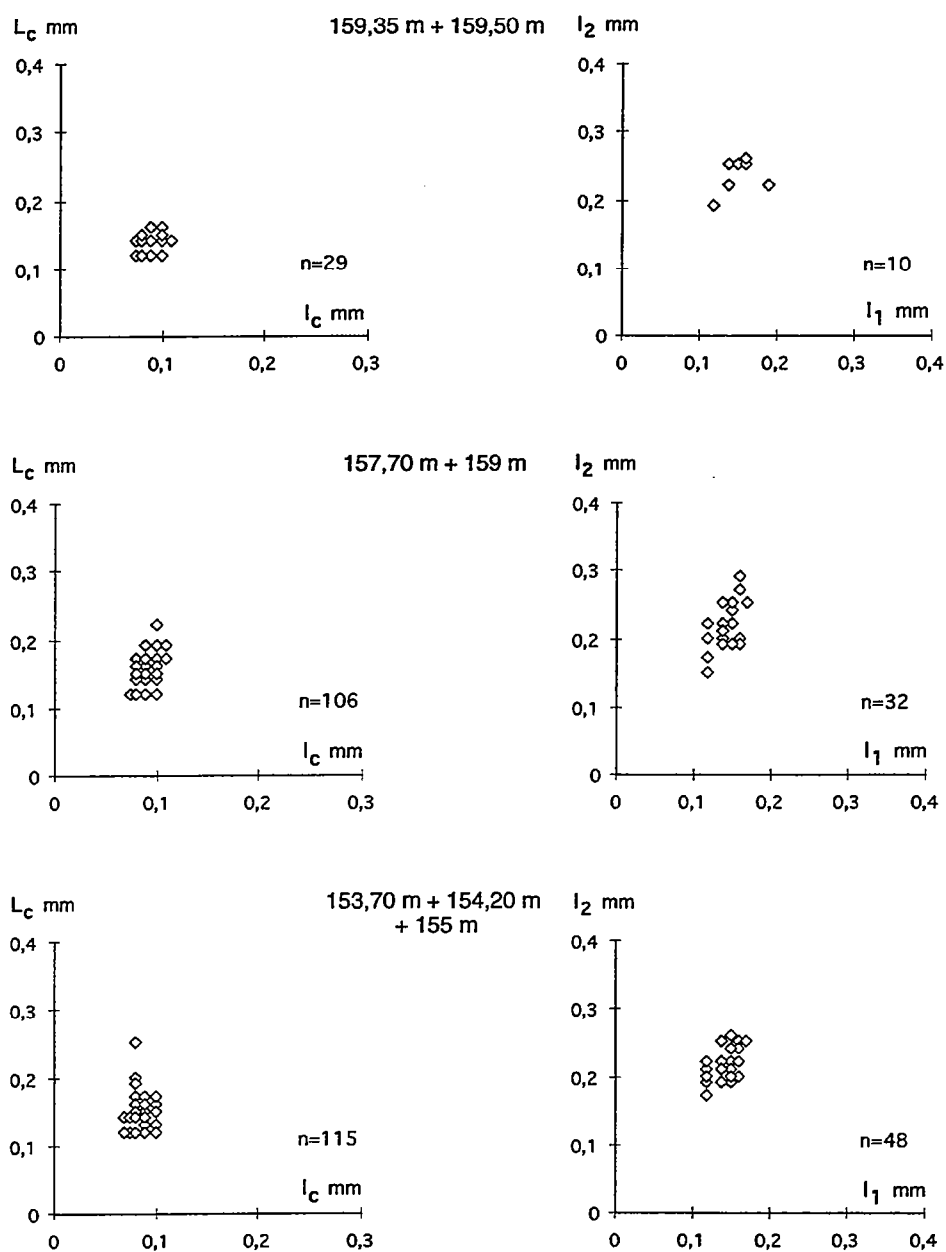


Fig. 96. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia acuaria* s. str., échantillonnées à différents niveaux dans la partie sommitale de la coupe de Cerná rokle.

COMPARAISON. *N. acuaria* s.str. se caractérise par des anneaux fins à profil aigu; leur disposition est régulière avec des espaces interannulaires plus serrés dans la région apicale (Pl. 6, Fig. 1). Les deux espèces qui la précèdent dans la séquence étudiée, *N. kabylica* et *N. pragensis*, se différencient, respectivement, par le profil moins aigu des anneaux (Pl. 6, Fig. 3) et par les espaces interannulaires beaucoup plus larges (Pl. 6, Fig. 2).

La distinction avec *N. multiannulata* se fonde principalement sur le grand nombre d'anneaux transversaux dans les deux premiers intervalles de mesure ( $26 \leq N \leq 34$ ) chez celle-ci, alors que *N. acuaria* s.str. ne présente pas plus de 25 anneaux dans la zone proximale (Lardeux, 1969).

*N. acuaria* s.str. se différencie de *N. lata* et *N. ampla* : - par des valeurs de largeur de la coquille ( $l_a, l_1, l_2...$ ), qui traduisent, en moyenne, un évasement plus limité, - par le nombre plus élevé d'anneaux transversaux et les dimensions de la chambre initiale.

DISCUSSION. Zagora (1964) a désigné un néotype pour *Nowakia acuaria*, en raison de la perte du matériel original de Richter. Dans sa diagnose, Zagora souligne les éléments suivants : "Espèce de genre *Nowakia* avec coquille en cône pointu. Toute la coquille, à l'exception de la chambre initiale à forme ovoïdale allongée, est couverte d'anneaux transversaux à crête tranchante. L'épaisseur des anneaux et la largeur des intervalles augmentent régulièrement jusqu'à l'ouverture". Zagora précise, dans la description de l'espèce, les valeurs des différents caractères morphologiques (Fig. 89).

La même année (1964) Boucek a choisi comme lectotype de *Nowakia acuaria* le spécimen figuré par Richter (pl. 3, fig. 8); il donne la diagnose traduite ici "Coquille droite, longue jusqu'à 7 mm, à forme conique mince (divergence d'environ 7-12°), augmentant graduellement en largeur à partir de valeurs initiales de 0,07 mm jusqu'à 0,8-1 mm. La partie proximale est étroite, allongée. La chambre initiale est typiquement allongée et pointue à l'extrémité inférieure. Elle est clairement séparée du reste de la coquille par un étranglement. La coquille est recouverte par des anneaux relativement serrés. Dans la partie proximale, les anneaux sont plus resserrés, atteignant 18-20 en 1 mm. Le profil des anneaux est très aigu. Les costules longitudinales débutent à partir de la chambre initiale". Dans la description de l'espèce *acuaria*, Boucek donne les valeurs moyennes pour différents caractères ainsi que les valeurs extrêmes observées chez certains spécimens (Fig. 89). Dans sa conception de *Nowakia acuaria* Boucek (1964, p. 64) a admis une grande amplitude de variabilité pour cette espèce; l'angle apical ainsi que la densité et la disposition des anneaux sont, pour cet auteur, les principaux caractères morphologiques sujets à variations. Boucek reconnaît deux types morphologique différents chez *N. acuaria*. Le premier est long et étroit, avec un angle apical de 6-10°. Il est pourvu d'une chambre initiale allongée et porte des anneaux très serrés dans la région proximale, mais plus espacés dans la région distale. Cette forme est principalement limitée aux niveaux inférieurs du Calcaire de Dvorce-Prokop : ce type morphologique pourrait correspondre à *Nowakia kabylica*. Le second morphotype, caractérisé par un angle apical plus large (15-18°), montre une importante densité

des anneaux tout le long de la coquille. Le plus souvent les anneaux sont serrés dans la partie proximale et s'espacent ensuite vers la partie distale. Quelques rares individus présentent des anneaux déjà espacés dans la partie proximale. La chambre initiale a une forme beaucoup plus large. Cette forme est présente dans les niveaux supérieurs du Calcaire de Dvorce-Prokop : il pourrait s'agir des espèces nouvelles *Nowakia lata* et *N. ampla*. Ces types morphologiques de *N. acuaria* sont clairement distincts des formes dont les variations morphologiques résultent de l'état de conservation du matériel ou de caractères tératologiques.

Boucek (1967) qualifie *N. acuaria* de "groupe d'espèces" en reconnaissant, pour la première fois, l'éventualité d'espèces différentes et de sous-espèces au sein de ce taxon. La distinction de trois sous-espèces, A, B et C (Boucek, 1967), provenant des principaux gisements du Praguien dans le monde, s'appuie sur la taille et la disposition des anneaux. Ces critères restent, cependant, très généraux et difficiles à appliquer. Dans les niveaux moyens du Calcaire de Dvorce-Prokop (Bohême), Boucek souligne la présence de spécimens de *N. acuaria* caractérisés par une plus grande taille et des anneaux plus denses et plus uniformes dans leur répartition.

Lardeux (1969) a également illustré la grande variabilité de *N. acuaria* par le choix des spécimens qu'il a figurés et en indiquant les caractères morphologiques des individus mesurés; l'ensemble de ces variations morphologiques reste dans le domaine intra-spécifique.

Ludvigsen (1972, p. 309 fig. 6) distingue *Turkestanella acuaria* de *Turkestanella minuta* par sa plus grande taille et par ses anneaux plus espacés, mais la séparation entre ces deux taxons nécessite, à notre avis, des données complémentaires. Une large variabilité caractérise ces deux espèces, qui incluent soit des individus de *Nowakia acuaria* s.str., soit, pour chacune d'elle, des morphotypes très différents (individus caractérisés par une densité faible d'anneaux et une taille plus grande de la chambre initiale chez *T. acuaria*; au contraire, chez *T. minuta* les individus sont pourvus d'un nombre d'anneaux plus important et d'une chambre initiale plus petite). Cependant, les spécimens figurés par Ludvigsen ne sont pas représentatifs de ces tendances extrêmes et sont plutôt à attribuer à *Nowakia acuaria* s.str. Les définitions de *Turkestanella acuaria* et *Turkestanella minuta* par Ludvigsen comprennent des types morphologiques qui pourraient correspondre à *Nowakia lata* (cf. Ludvigsen, 1972, pl. 1, fig. 6, 11), *Nowakia multiannulata*, et *Nowakia ampla*, mais, en l'absence de figuration, l'attribution à ces deux dernières espèces demeure douteuse.

Dans les vingt dernières années les plus importants travaux sur les Dacryoconarides et les Homocténides ont été réalisés par Alberti sur du matériel provenant des principaux affleurements du Dévonien du monde. La synthèse sur le genre *Nowakia* au Praguien, présentée ici, tient compte principalement des derniers travaux de l'auteur, dans l'attente de l'apparition du deuxième volume de la monographie "Dacryoconarides et Homocténides du Dévonien inférieur et moyen".

Dans les coupes du Maroc et du Harz (Allemagne), Alberti a distingué quatre sous-espèces chez *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* : *N. (N.) acuaria anteacuaria*, *N. (N.) acuaria*

*hercyniana*, *N. (N.) acuaria* ssp. A, *N. (N.) acuaria* ssp. B. Les caractères morphologiques quantitatifs indiqués par l'auteur sont reportés sur la Fig. 89.

*N. (N.) acuaria anteacuaria*, prédominant dans le Praguien inférieur, se caractérise par une coquille élancée de taille moyenne, avec une chambre initiale ellipsoïdale pourvue d'un appendice apical relativement long. Au Praguien supérieur, deux morphotypes ont été distingués par Alberti : *N. (N.) acuaria hercyniana* et *N. (N.) acuaria* ssp. B. La première sous-espèce est caractérisée par une ornementation très dense et fine (Fig. 89), alors que la deuxième présente une chambre initiale relativement grande et renflée.

Les mesures faites sur les spécimens figurés par Alberti (1993) montrent 5 costules sur 0,1 mm dans la région distale de la coquille de *N. (N.) acuaria hercyniana* (Alberti, 1993, pl. 11, fig. 11), alors que *N. (N.) acuaria* (Alberti, 1993, pl. 11 fig. 13) ne présente que quatre dans le même intervalle. Cette différence entre *N. (N.) acuaria hercyniana* et *N. (N.) acuaria*, à partir du seul nombre des costules nous paraît très délicate à utiliser, car trop liée à l'état de préservation de la coquille. La sous-espèce *hercyniana* est considérée par Alberti (1993) comme synonyme de *Nowakia* aff. *acuaria* (Alberti, 1970c). Lütke (1974) distingue également une forme de *Nowakia* aff. *acuaria*. Celle-ci est caractérisée par une ornementation longitudinale très fine et dense. Aucune différence n'existe dans le nombre d'anneaux transversaux entre *Nowakia* aff. *acuaria* au sens de Lütke (1974) et *Nowakia acuaria*. Ce nombre reste du même ordre de grandeur que celui indiqué par Boucek (1964) et Lardeux (1969); dans ces conditions, ces spécimens se situeraient dans le domaine de variabilité de l'espèce.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. L'espèce *N. acuaria* s.str. est caractéristique du Praguien; la présence de ce taxon à l'Emsien inférieur (Lukes in Chlupáč et al., 1986; Alberti, 1993) nécessite une confirmation, tenant compte des décisions récentes de la Sous-Commission de Stratigraphie relatives à l'apparition de *Polygnathus dehiscens*. Cette espèce possède une répartition géographique cosmopolite : Alaska, Arctique Canadien, Europe, Nord Afrique, Asie, Australie.

*Nowakia lata* GESSA, 1996

(Pl. 3, Fig. 1-10; Pl. 6, Fig. 4a-c)

p 1964.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Boucek, p. 60-69, fig. 15a-d p. 64, pl. II, fig. 3. (non fig.-texte 13-14, pl. I, fig. 1, 6-7, pl. II, fig. 6-8, pl. III, fig. 2-3 = *N. acuaria* s.str.; non fig.-texte 10-11, 16-17, pl. I, fig. 2-5, pl. II, fig. 1-2, 4-5, pl. III, fig. 1, 4-6, pl. IV, fig. 1-4 = spécimens incomplets).

- p 1969.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Lardeux, p. 91-96, fig. 65 p. 92, pl. XXXI, fig. 6-7. (non fig.-texte 64, 66, pl. XXX, fig. 1-2, pl. XXXI, fig. 1, 4-5, pl. XXXII, fig. 1-4 = *N. acuaria* s.str.; non pl. XXX, fig. 3, pl. XXXI, fig. 8 = spécimens incomplets; non pl. XXXI, fig. 2-3 = spécimens déformés).
- ? 1972.- *Turkestanella acuaria* (RICHTER).- Ludvigsen, p. 309-312, pl. 1, fig. 6, 11. (non pl. 1, fig. 8, pl. 3, fig. 4 = *N. acuaria* s.str.; non pl. 1, fig. 5, 7, pl. 3, fig. 3, 5-6 = spécimens incomplets; non pl. 1, fig. 1-4, 9-10, 12-13 = spécimens déformés).
- 1973.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Groos-Uffenorde & Jahnke, p. 83-85, fig. 2.
- v 1976.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Lardeux, p. 307, pl. 60, fig. 8-9.
- 1979.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Lane & Ormiston, p. 46, pl. 12, fig. 17.
- 1982b.- *Nowakia acuaria* (RICHTER).- Lukes, p. 74-75, pl. II, fig. 4. (non pl. II, fig. 1-3, 5-6 = spécimens incomplets).

HOLOTYPE. Spécimen IGR 17501 (Pl. 3, Fig.1).

PARATYPES. Spécimens : IGR 17502 (Pl. 3, Fig. 2), IGR 17503 (Pl. 3, Fig. 3).

DERIVATIO NOMINIS. Du latin *latus* (large) faisant référence à la largeur de la chambre initiale.

LOCUS TYPICUS. Coupe de Cerná rokle aux environs de Kosor (bassin de Prague, République Tchèque).

STRATUM TYPICUM. Niveau situé à 97,65 m au-dessus du banc 87 dans la coupe de Cerná rokle, Formation de Praha, Membre de Dvorce-Prokop, Praguien.

MATÉRIEL. 59 spécimens, pourvus de leur test ou à l'état de moule interne, prélevés dans la coupe de Cerná rokle aux niveaux : 36,80 m, 69 m, 71,60 m, 71,80 m, 86 m, 91 m, 97,65 m, 131 m, 155 m, 159 m, 159,35 m, 159,50 m, 163 m et 163,30 m.

Une dizaine de spécimens provenant de la carrière de La Briantière (Vern-d'Anjou, Massif armoricain, France).

DIAGNOSE. Espèce de *Nowakia* caractérisée par une chambre initiale large ( $l_c \geq 0,12$  mm); l'ornementation transversale est constituée par des anneaux peu nombreux ( $9 \leq N_1 \leq 14$ ), fins et à profil aigu.

DESCRIPTION. Coquille de petite taille, qui ne dépasse pas 2 mm; la moyenne de la longueur maximale de la coquille (L), calculée sur l'échantillon de *N. lata* (n = 59), est de 1 mm. Forme plutôt large et régulièrement conique avec un angle de croissance d'environ 6-12°. La largeur de la coquille aux différents niveaux de mesure est comprise entre les valeurs suivantes :  $0,09 \leq l_a \leq 0,16$  mm,  $0,15 \leq l_1 \leq 0,23$  mm,  $0,22 \leq l_2 \leq 0,31$  mm (Fig. 97b-c).

La chambre initiale, moyennement allongée à arrondie (le rapport  $L_c/l_c$  varie entre 2,1 et 1,1 avec une valeur moyenne de 1,7), se caractérise par de grandes dimensions comprises entre:  $0,16 \leq L_c \leq 0,29$  mm et  $0,12 \leq l_c \leq 0,16$  mm (Fig. 97a). La partie supérieure de la chambre initiale est souvent marquée par un bord caréné, qui souligne de façon très nette le passage à l'espace interannulaire du premier anneau (Pl. 3, Fig. 4, 6, 7, 9). Aucun prolongement apical n'a pu être clairement distingué, ni lors des observations au microscope électronique ni en lame mince (Pl. 3, Fig. 1b, 2-10; Pl. 6, Fig. 4c).

Les anneaux transversaux ont un profil étroit et aigu; leur nombre, dans les deux premiers intervalles de mesure, est de  $9 \leq N_1 \leq 14$  et  $6 \leq N_2 \leq 10$  (Fig. 97d). L'attribution à l'espèce *lata* de spécimens de taille trop petite pour évaluer  $N_1$  ( $l_c \geq 0,12$  mm,  $L \leq 0,6$  mm,  $n=17$ ) est faite à partir du nombre d'anneaux, d'environ 6 à 7, dans les 0,25 mm au-dessus de la chambre initiale.

Les valeurs moyennes (calculées sur l'ensemble des individus de l'espèce *lata*) sont :  $l_a = 0,11$  mm;  $l_1 = 0,19$  mm;  $l_2 = 0,25$  mm;  $L_c = 0,21$  mm;  $l_c = 0,13$  mm;  $N_1 = 11$ ;  $N_2 = 7$  (Fig. 91).

L'ornementation longitudinale est constituée par de fines costules au nombre de 2-3 sur une largeur de 0,05 mm dans l'intervalle II (Pl. 3, Fig. 1c, 4, 8).

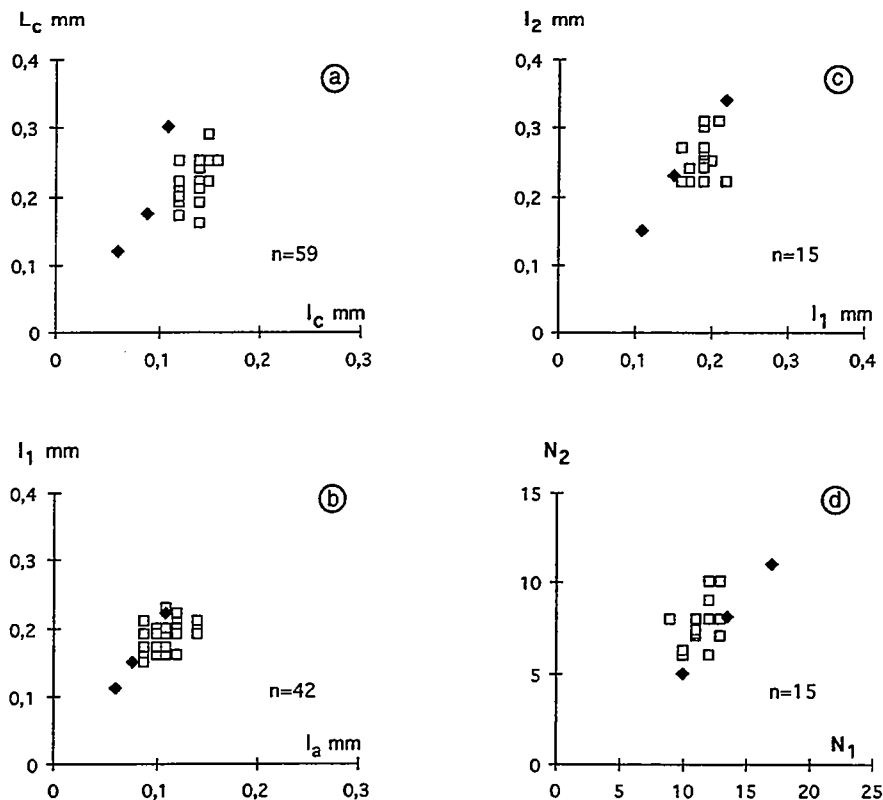


Fig. 97. - Diagrammes de dispersion pour différents caractères morphologiques mesurés sur l'ensemble des populations de *Nowakia lata*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15. Le nombre d'individus,  $n$ , est indiqué dans chacun des graphiques. Celui-ci ne correspond pas obligatoirement au nombre de points reportés dans les graphiques du fait de la superposition de nombreux points. Les losanges noirs indiquent les valeurs minimale, moyenne et maximale, pour *Nowakia acuaria* s. str.

Avec l'aimable autorisation de la Revue de Micropaléontologie

# SYNTHÈSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.

La coquille de *N. lata* a une forme évasée et un nombre d'anneaux plutôt réduit. Afin de mieux définir la morphologie de *Nowakia lata*, 42 individus, décrits par les caractères morphologiques de la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ), ont été traités dans une analyse en composantes principales (Fig. 98). La projection des caractères et des individus sur le plan factoriel constitué par les axes 1 et 2 est très bonne avec 72% de l'inertie du nuage. L'ensemble des variables morphologiques est très lié à l'axe 1, à l'exception de la longueur de la chambre initiale ( $L_c$ ). Le premier axe factoriel oppose toutes les valeurs de largeurs ( $l_a$ ,  $l_c$ ,  $l_1$ ) au nombre d'anneaux  $N_1$ . La projection des individus sur le plan est donc fonction de l'opposition entre ces deux types de caractères. Un peu plus de la moitié des individus est projetée sur le demi-axe négatif 1, qui exprime le nombre d'anneaux ( $N_1$ ). Le reste des spécimens est exprimé sur le demi-axe positif 1; il est caractérisé par des largeurs importantes de la coquille et un nombre réduit d'anneaux. L'intervalle de variabilité de ces caractères morphologiques est limité à celui donné dans la description.

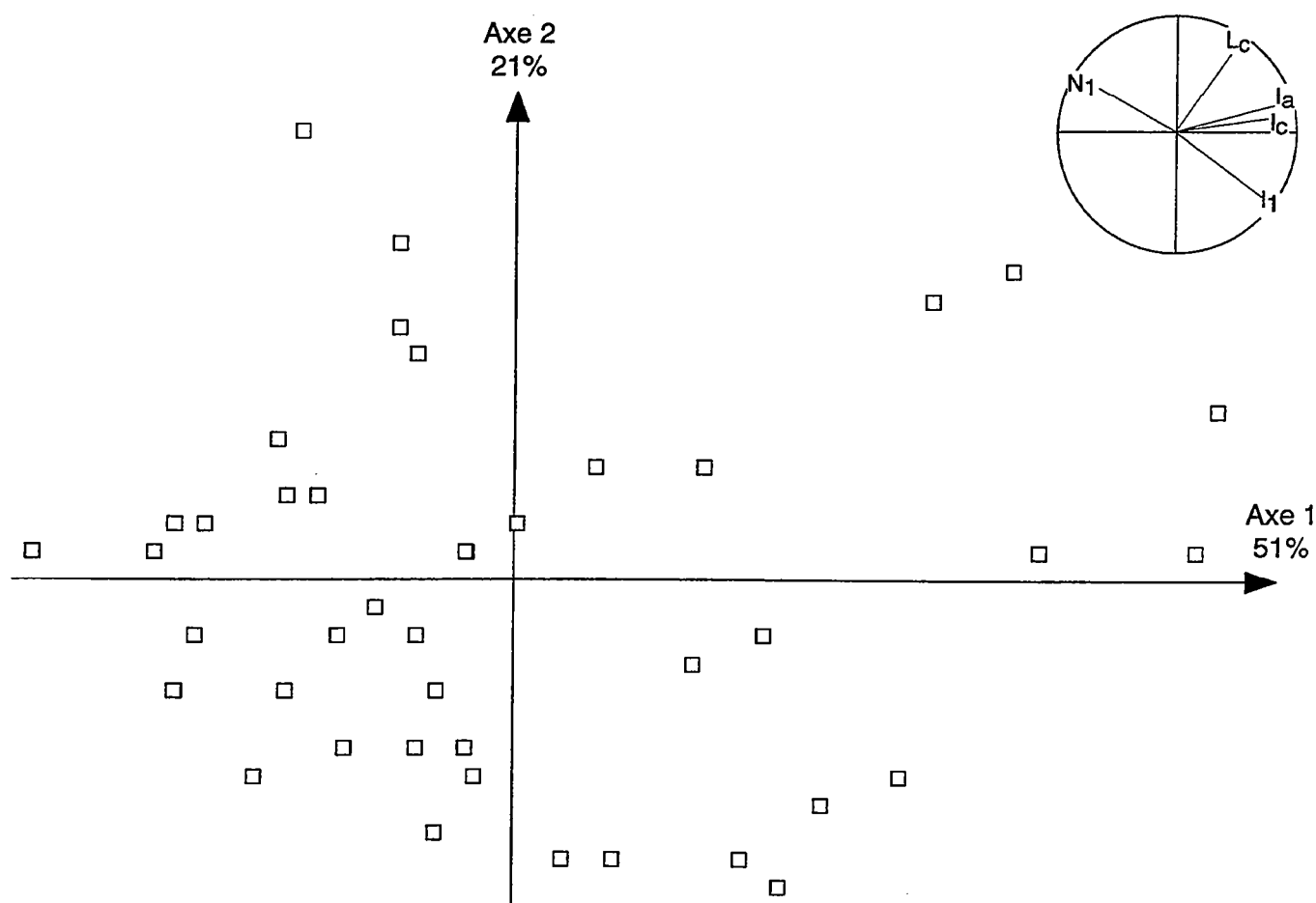


Fig. 98. - Cercles de corrélation des variables et projections des individus sur les axes factoriels 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales pour l'ensemble des populations de *Nowakia lata*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.



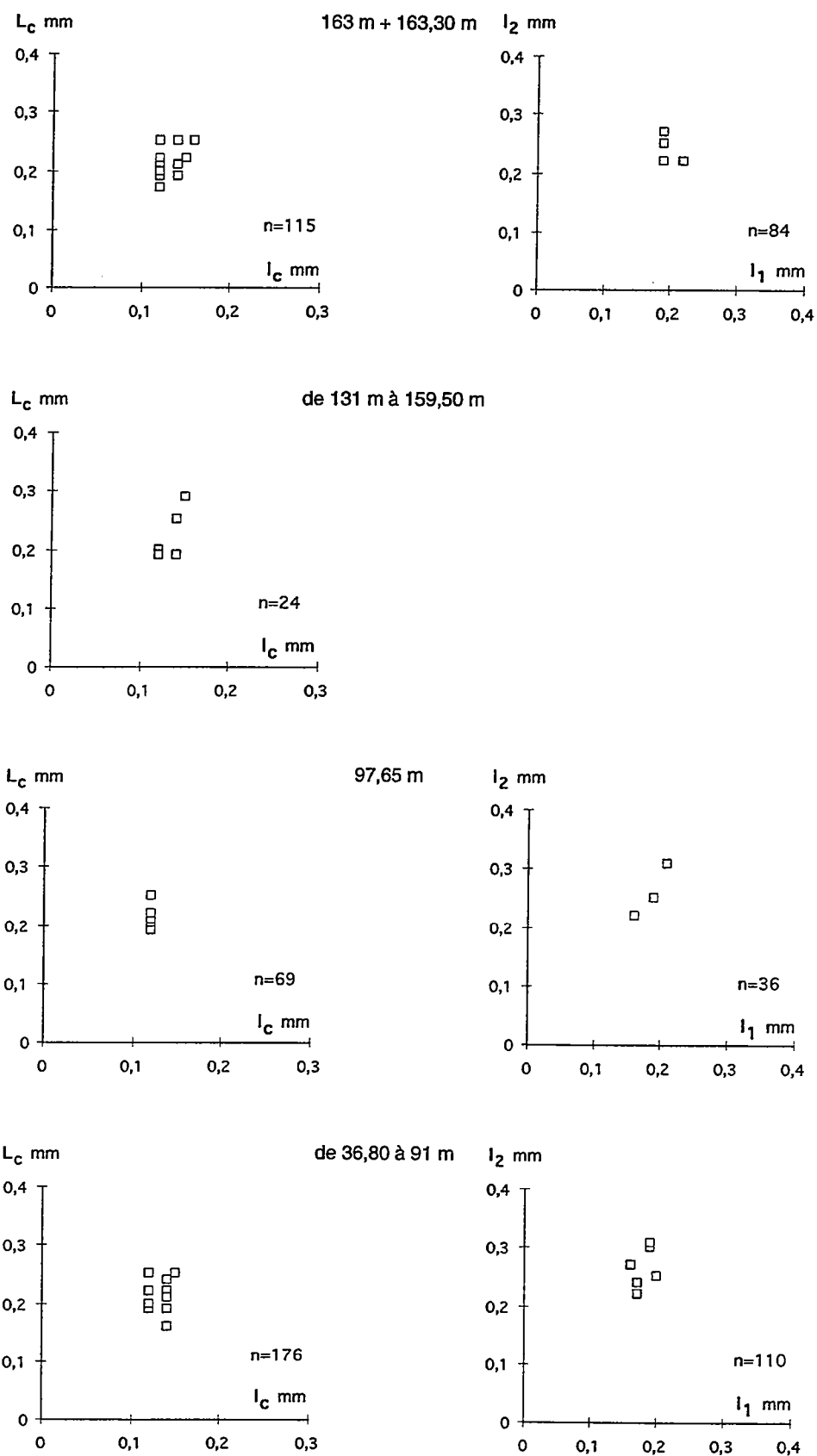


Fig. 99. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_1$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia lata*, échantillonnées à différents niveaux dans la coupe de Cerná rokle.

Une comparaison entre les spécimens de *N. lata* provenant de différents niveaux stratigraphiques de la coupe de Cerná rokle a été faite sur la base des caractères morphologiques les plus liés à la croissance de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ). Les assemblages de *N. lata* de niveaux stratigraphiques proches ont été réunis après avoir vérifié l'uniformité des variations exprimées dans chaque niveau (Fig. 99). Le champ de variation morphologique est le même dans les différentes parties de la coupe.

COMPARAISON. La largeur de la chambre initiale ( $l_c$ ) permet de différencier *N. lata* de toutes les autres espèces de *Nowakia* du Praguien dont *N. acuaria* s.str. à l'exception de *N. ampla*. La distinction entre les deux nouvelles espèces *lata* et *ampla* repose sur le nombre d'anneaux contenu dans l'intervalle I ( $N_1$ ), mais aussi dans les premiers 0,25 mm de la coquille pour les individus de très petite taille. Les largeurs de *N. lata* sont, en moyenne, nettement inférieures à celle de *N. ampla*.

La morphologie de *N. lata* se caractérise par des largeurs ( $l_1$ ,  $l_2$ ) et une ornementation transversale ( $N_1$ ,  $N_2$ ), qui varient de façon inverse; ceci se traduit par une coquille évasée pourvue d'anneaux peu nombreux, déjà dans la région apicale. Une telle tendance a été également relevée chez *N. ampla*, *N. pragensis* et chez quelques spécimens de *N. acuaria* s.str.

REMARQUE. Les spécimens de *N. lata* ont en moyenne une taille petite, qui n'atteint jamais les valeurs maximales de *N. acuaria* s.str. et de *N. multiannulata*, présentes dans les mêmes niveaux stratigraphiques de la coupe de Cerná rokle; de la même façon, les deux autres genres de Dacryoconarides, qui existent dans les mêmes bancs que *N. lata*, se caractérisent aussi par une taille plus grande. Des conditions de fossilisation particulières (tri mécanique, ...) ne peuvent pas être invoquées pour expliquer la conservation des seuls spécimens de petite taille; on peut, dès lors, envisager qu'une petite taille est, peut-être, propre à l'espèce *lata*. D'ailleurs tous les spécimens figurés dans la littérature et attribués à la nouvelle espèce ne dépassent pas 2 mm de longueur et atteignent, en général, 1 mm. La longueur de la coquille n'a pas véritablement une signification taxonomique chez les Dacryoconarides, mais constitue cependant un élément important dans la compréhension de l'ontogenèse et de la phylogenèse du groupe.

DISCUSSION. Boucek (1964, p. 61, p. 63-64) avait déjà signalé, dans la partie supérieure du Calcaire de Dvorce-Prokop, des spécimens de *Nowakia acuaria* caractérisés par un angle apical particulièrement large ( $15-18^\circ$ ) et une grande chambre initiale. Les spécimens de *N. acuaria*, présentant ces caractères et figurés par Boucek (1964, p. 64 fig. 15; pl. II, fig. 3), sont ici attribués à *N. lata*. La valeur de l'angle apical donnée par Boucek correspond ici à la mesure de  $\alpha$ .

Les trois individus de *N. acuaria*, figurés par Lardeux (1969, 1976) et mis ici en synonymie avec *N. lata*, ont été récoltés dans le Massif armoricain et au Maroc.

Dans l'Arctique Canadien, Ludvigsen (1972) distingue *Turkestanella minuta* de *Turkestanella acuaria* (Ludvigsen 1972, fig. 6, p. 312) par la petite taille et les anneaux plus denses, mais la séparation entre ces deux taxons n'apparaît pas très claire. Ces deux espèces montrent, à notre avis, de larges variabilités qui incluent soit des individus de *Nowakia acuaria* s.str., soit, pour chacune d'elle, des morphotypes très différents : individus caractérisés par une faible densité d'anneaux et une taille de la chambre initiale plus grande dans *T. acuaria* et, au contraire, dans *T. minuta*, des individus avec un nombre d'anneaux plus important et une chambre initiale plus petite. Les spécimens attribués à *T. acuaria* par Ludvigsen pourraient correspondre en partie à la nouvelle espèce *Nowakia lata*.

Dans deux travaux stratigraphiques sur le Massif schisteux rhénan (Groos-Uffenorde et Jahnke, 1973) et l'Alaska centre-oriental (Lane et Ormiston, 1979) on retrouve des spécimens figurés attribués à *N. acuaria*, mais dont les caractères correspondent plutôt à ceux de la nouvelle espèce *lata*.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. *Nowakia lata* est présente dans la coupe de Cerná rokle à partir du niveau 36,80 m, qui pourrait correspondre à la partie moyenne du Praguien, et persiste jusqu'à la partie supérieure de cet étage. Une éventuelle extension de cette espèce jusque dans l'Emsien inférieur ne peut pas être exclue.

*N. lata* montre une distribution géographique assez large, comprenant le bassin de Prague, le Massif schisteux rhénan, le Massif armoricain, le Maroc, l'Arctique Canadien et l'Alaska centre-oriental.

*Nowakia multiannulata* GESSA, 1996

(Pl. 4, Fig. 1-7; Pl. 6, Fig. 7a-b)

? 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria anteacuaria* n. ssp.- Alberti, p. 32, pl. 10, fig. 2-5.

HOLOTYPE. Spécimen IGR 17511 (Pl. 4, Fig. 1).

PARATYPES. Spécimens : IGR 17512 (Pl. 4, Fig. 2), IGR 17513 (Pl. 4, Fig. 3), IGR 17514 (Pl. 4, Fig. 4), IGR 17516 (Pl. 4, Fig. 6), IGR 17517 (Pl. 4, Fig. 7).

DERIVATIO NOMINIS. Du latin *multus* (nombreux) et *annulatus* (qui porte des anneaux) faisant référence aux nombreux anneaux des deux premiers intervalles de mesure.

LOCUS TYPICUS. Coupe de Cerná rokle aux environs de Kosor (bassin de Prague, République Tchèque).

STRATUM TYPICUM. Niveau situé à 142,30 m au-dessus du banc 87 dans la coupe de Cerná rokle, Formation de Praha, Membre de Dvorce-Prokop, Praguien.

MATÉRIEL. 359 spécimens, pourvus de leur test ou à l'état de moule interne, recueillis dans la coupe de Cerná rokle aux niveaux : 71,60 m, 71,80 m, 86 m, 91 m, 97,65 m, 131 m,

132,80 m, 142,30 m, 150,70 m, 151,30 m, 153,70 m, 154,20 m, 155 m, 157,70 m, 159 m, 159,35 m et 159,50 m.

**DIAGNOSE.** Espèce de *Nowakia* caractérisée par des anneaux très nombreux dans les deux premiers intervalles de mesure ( $N \geq 26$ ); les individus de petite taille ( $L < 1$  mm) possèdent un nombre d'anneaux  $N_1 \geq 18$ . Au delà de 2-3 mm de longueur les anneaux deviennent plus épais et parfois presque carénés. La chambre initiale est petite et allongée, pourvue parfois d'un prolongement apical.

**DESCRIPTION.** Coquille de taille moyenne ( $L = 2$  mm environ) avec des spécimens pouvant atteindre une longueur de 4 mm. Forme conique étroite avec un angle de croissance compris entre 5 et 10°. Les largeurs de la coquille aux différents niveaux de mesure sont comprises entre les valeurs suivantes :  $0,06 \leq l_a \leq 0,10$  mm,  $0,10 \leq l_1 \leq 0,17$  mm,  $0,14 \leq l_2 \leq 0,28$  mm (Fig. 100b-c).

La chambre initiale est petite, allongée et fusiforme (le rapport  $L_c/l_c$  varie entre 2,8 et 1,3 avec une valeur moyenne de 1,9); les dimensions minimales et maximales sont :  $0,10 \leq L_c \leq 0,21$  mm et  $0,06 \leq l_c \leq 0,11$  mm (Fig. 100a). Un court prolongement apical semble être présent chez quelques spécimens (Pl. 4, Fig. 1c), mais cet élément est trop délicat pour être toujours mis en évidence (Pl. 4, Fig. 6; Pl. 6, Fig. 7b).

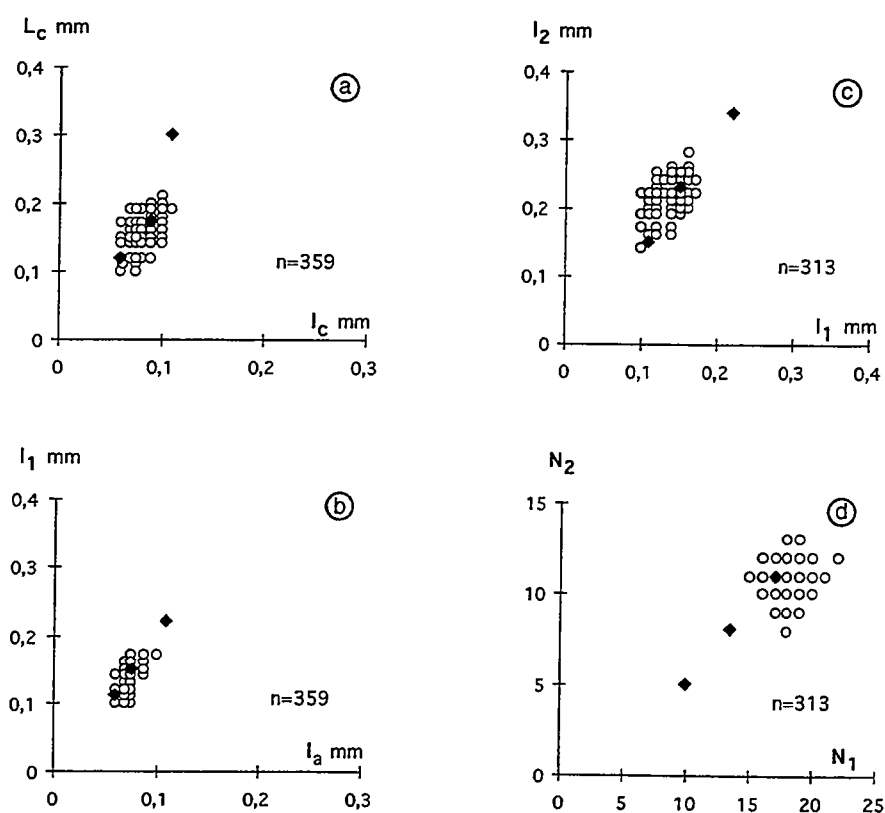


Fig. 100. - Diagrammes de dispersion pour différents caractères morphologiques mesurés sur l'ensemble des populations de *Nowakia multiannulata*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15. Le nombre d'individus,  $n$ , est indiqué dans chacun des graphiques. Celui-ci ne correspond pas obligatoirement au nombre de points reportés dans les graphiques du fait de la superposition de nombreux points. Les losanges noirs indiquent les valeurs minimale, moyenne et maximale, pour *Nowakia acuaria* s. str.

Avec l'aimable autorisation de la Revue de Micropaléontologie

Les anneaux transversaux, épais et à profil presque caréné dans la région distale de la coquille, sont au nombre de  $15 \leq N_1 \leq 22$  et  $8 \leq N_2 \leq 13$  dans les deux premiers intervalles de mesure (Fig. 100d). Les individus ( $n = 46$ ), dont la petite taille ( $L < 1$  mm) ne permet pas de compter le nombre d'anneaux  $N$ , sont attribués à l'espèce *multiannulata* lorsqu'ils ont un nombre d'anneaux  $N_1 \geq 18$ .

Les valeurs moyennes (calculées sur tous les individus de l'espèce) sont :  $l_a = 0,07$  mm;  $l_1 = 0,13$  mm;  $l_2 = 0,21$  mm;  $L_c = 0,15$  mm;  $l_c = 0,08$  mm;  $N_1 = 17$ ;  $N_2 = 10$  (Fig. 91).

L'ornementation longitudinale est constituée par de fines costules au nombre de 3-4 sur une largeur de 0,05 mm dans l'intervalle V (Pl. 4, Fig. 1b, 2b, 3b).

**SYNTHÈSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.** L'ensemble des caractères morphologiques de la région apicale ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ) a été considéré pour 359 individus de *N. multiannulata* provenant de la coupe de Cerná rokle, en utilisant la méthode de l'analyse en composantes principales (Fig. 101). La représentation des individus et des variables sur le plan factoriel constitué par les axes factoriels 1 et 2 exprime un total de 63% de l'inertie du nuage. Les caractères les mieux représentés sont la largeur de la chambre initiale ( $l_c$ ) et la largeur du premier anneau ( $l_a$ ), liées à l'axe 1, et le nombre d'anneaux ( $N_1$ ) très bien exprimé sur l'axe 2.

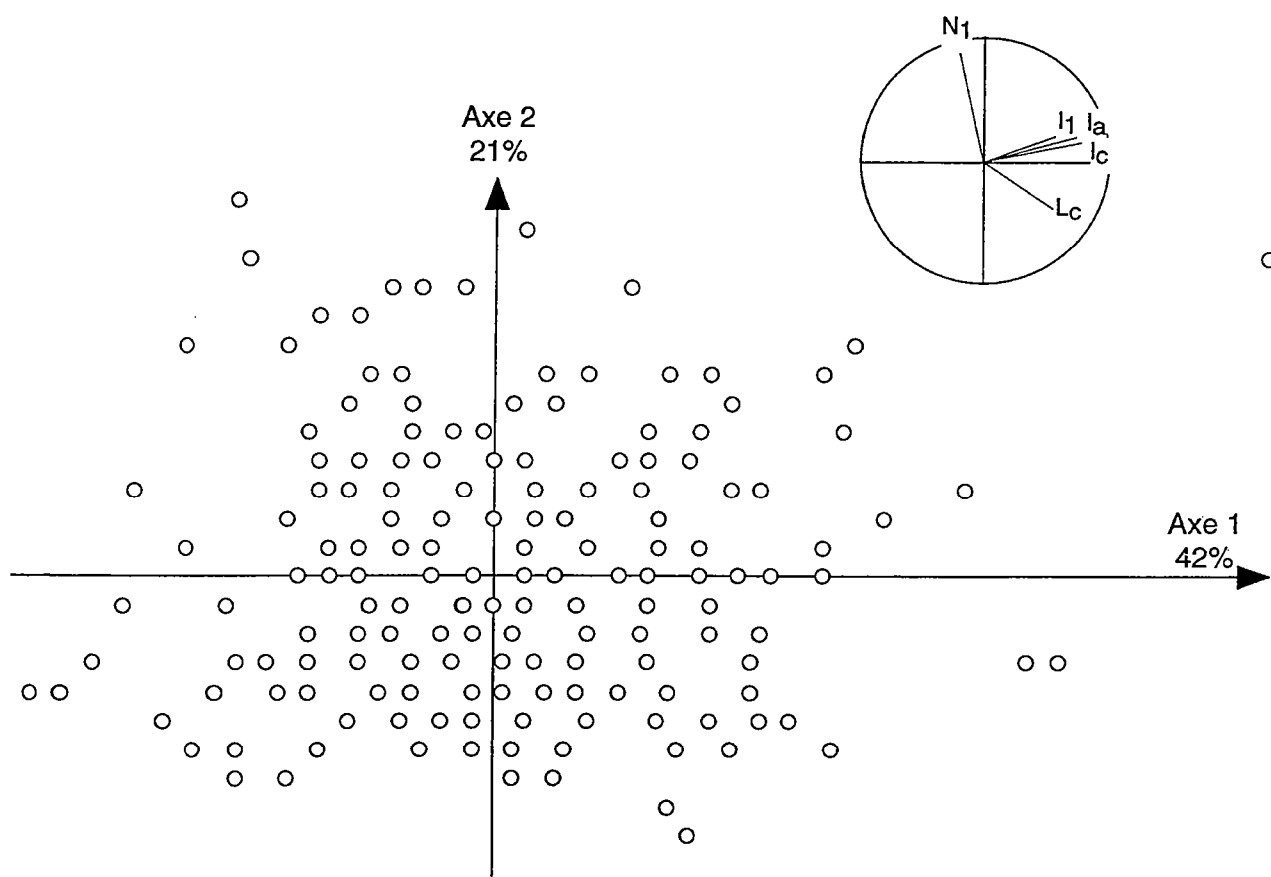


Fig. 101. - Cercles de corrélation des variables et projections des individus sur les axes factoriels 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales pour l'ensemble des populations de *Nowakia multiannulata*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.

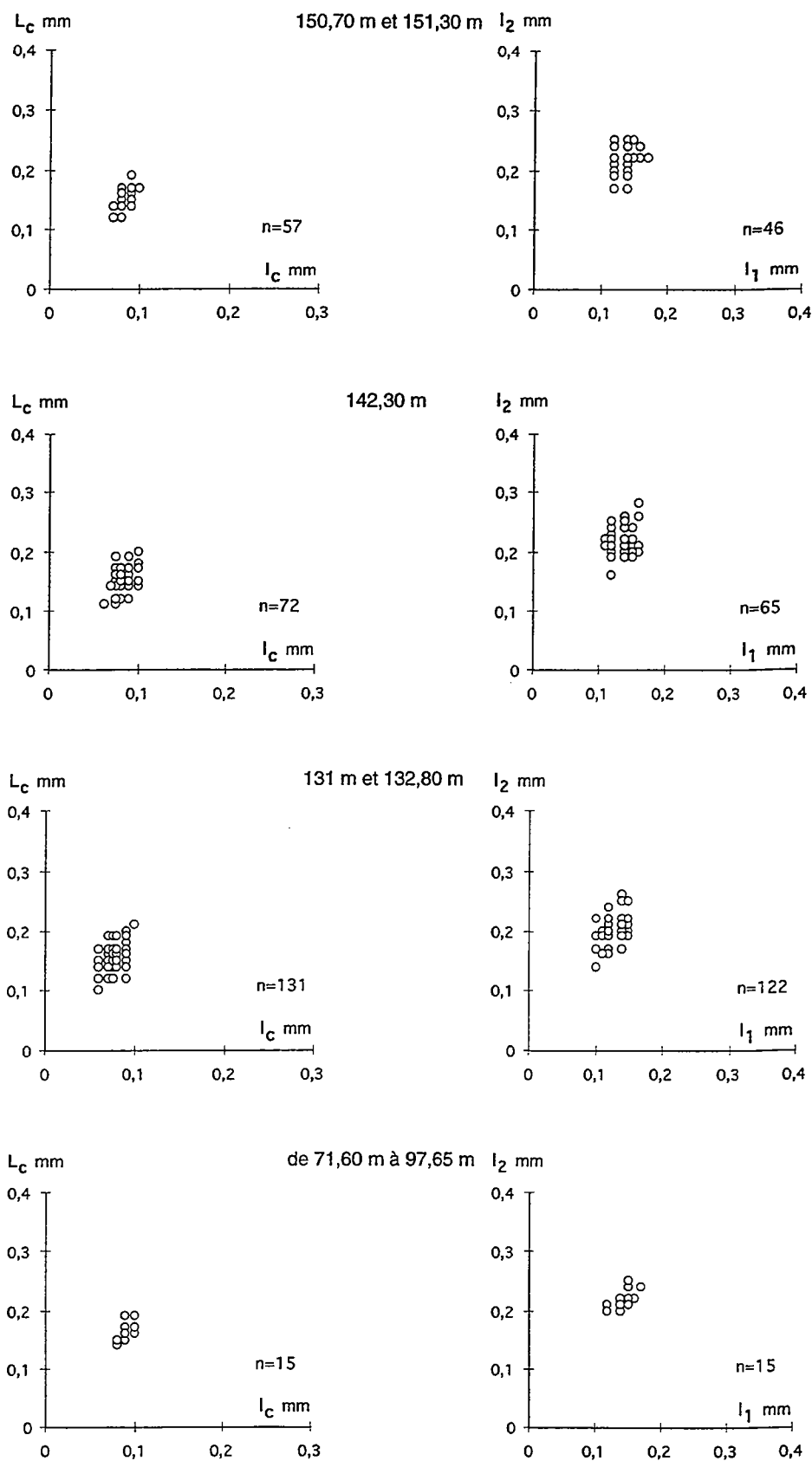


Fig. 102. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_1$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia multiannulata*, échantillonnées à différents niveaux dans les parties moyenne et supérieure de la coupe de Cerná rokle.

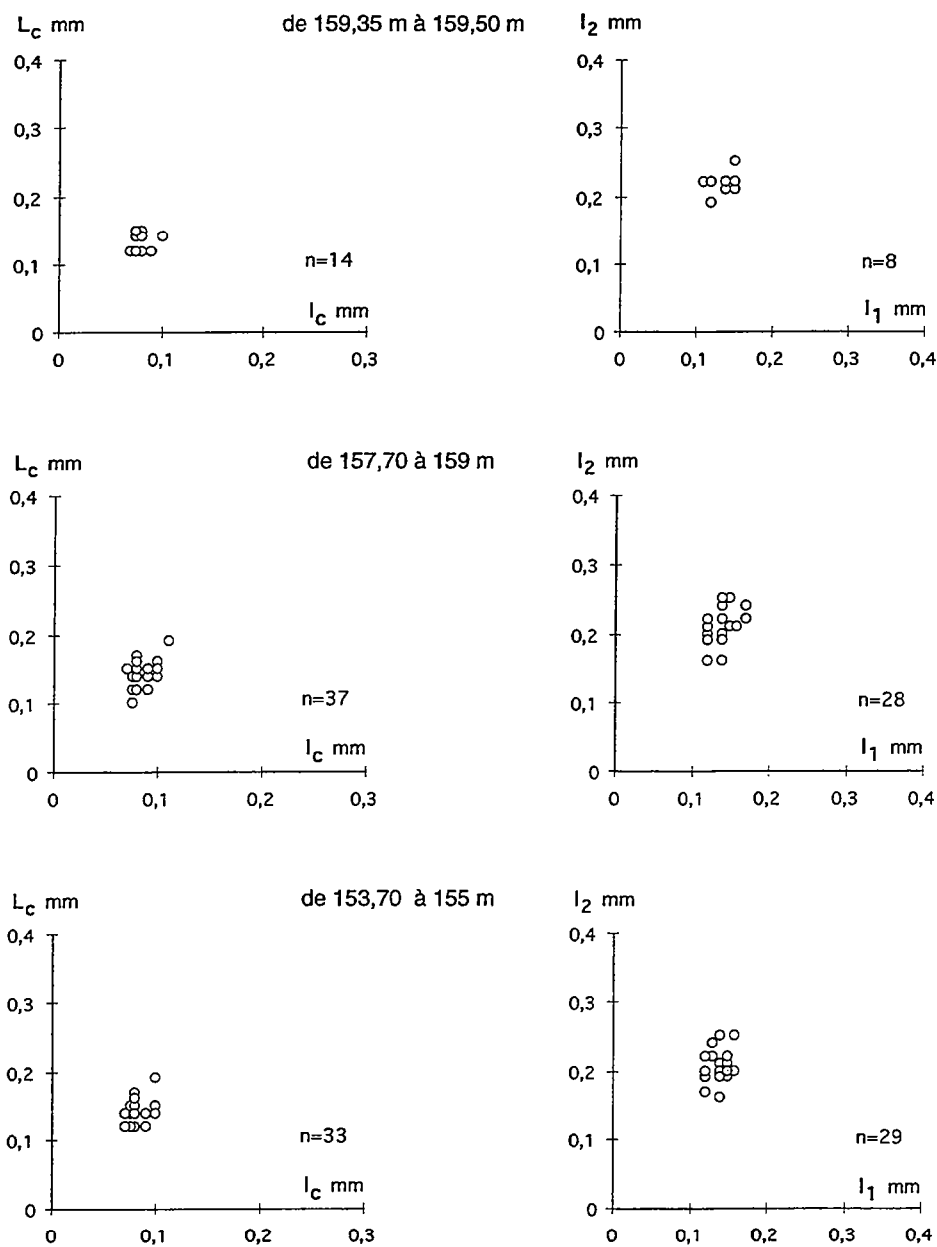


Fig. 103. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia multiannulata*, échantillonnées à différents niveaux dans la partie sommitale de la coupe de Cerná rokle.

Les deux autres variables morphologiques ( $L_c$ ,  $l_1$ ) sont moins bien représentées sur l'axe 1. La projection des individus sur le plan est assez uniforme avec des points plus éloignés, correspondant aux spécimens extrêmes de l'intervalle morphologique donné dans la description. La morphologie de *N. multiannulata* est principalement caractérisée par le nombre d'anneaux ( $N_1$ ), qui est la variable la mieux représentée sur le plan.

Les caractères morphologiques matérialisant la croissance ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ) ont été comparés dans les assemblages provenant de différentes parties de la coupe de Cerná rokle (Fig. 102-103). Aucune variation dans la morphologie de l'espèce n'apparaît au cours du temps.

COMPARAISON. *Nowakia multiannulata*, espèce proche de *N. acuaria* s.str., s'en différencie par le nombre et le profil des anneaux. L'angle de croissance de la nouvelle espèce est en moyenne plus petit que celui de *N. acuaria* s.str. avec quelques individus atteignant une valeur maximale de  $10^\circ$ .

Le critère distinctif de l'espèce *multiannulata* est un nombre élevé d'anneaux dans les quatre premiers intervalles de mesure (I, II, III, IV) et en particulier dans les deux premiers : *N. multiannulata*, avec une taille de l'ordre de 2 mm, présente un nombre moyen d'anneaux de 42 quand *N. acuaria* s. str. n'en montre que 33 sur la même longueur. Le nombre d'anneaux  $N$  dans le premier millimètre de mesure est, pour l'espèce *multiannulata*, égal ou supérieur à 26, quand les valeurs maximales de  $N_1$  et  $N$  pour *N. acuaria* s.str. (échantillon de 1505 individus tout le long du Praguien à Cerná rokle) sont égales respectivement à 17 et à 25 (cette dernière limite avait déjà été retenue par Lardeux, 1969).

Un cas particulier est représenté par les individus de petite taille ( $L < 1$  mm) pour lesquels la seule mesure possible est  $N_1$ ; ce caractère n'est pas totalement discriminant entre *N. multiannulata* et *N. acuaria* s.str. et le nombre de spécimens appartenant à *N. multiannulata* dans les associations est, pour cette raison, vraisemblablement sous-estimé.

Les anneaux de l'espèce *multiannulata* se différencient de ceux de *N. acuaria* s.str. par leur profil plus épais et presque caréné dans la région distale de la coquille (Pl. 4, Fig. 1b, 2b, 3b).

*Nowakia (Nowakia) acuaria anteacuaria* ALBERTI, 1993 a en commun avec *N. multiannulata* un nombre élevé d'anneaux dans la région proximale de la coquille, mais s'en différencie clairement par la densité d'anneaux dans la région distale. Les deux spécimens de la sous-espèce *anteacuaria* figurés par Alberti (1993, pl. 10, fig. 2-5) montrent une distance interannulaire maximale de 0,07-0,08 mm dans la partie distale (au niveau de l'intervalle VI-VII); au contraire *N. multiannulata* montre une distance interannulaire déjà égale à 0,1 mm dans l'intervalle V-VI. Le profil des anneaux dans la sous-espèce *anteacuaria* est en outre plus fin et plus aigu que chez *N. multiannulata*. *Nowakia (Nowakia) acuaria anteacuaria*, caractérisée par une épine apicale relativement longue, a été définie dans le Praguien inférieur du SE du Maroc. Le champ de variabilité morphologique pour la sous-espèce *anteacuaria* est mal défini par rapport à celui de l'espèce *acuaria*.



DISCUSSION. Pour Ludvigsen (1972, p. 312 fig. 6) *Turkestanella minuta* diffère de *Turkestanella acuaria* par une petite taille et des anneaux plus denses; mais, à notre avis, l'espèce *minuta* comprend des individus représentatifs de *N. acuaria* s.str. et aussi un morphotype pourvu de nombreux anneaux dans la région proximale. Les spécimens de *T. minuta* figurés par Ludvigsen (1972, pl. 2 fig. 37-40) sont représentatifs de *Nowakia acuaria* s.str. et non de types extrêmes de *T. minuta* à nombreux anneaux; ces derniers pourraient appartenir à *N. multiannulata*, mais, en l'absence de figuration, cette attribution demeure douteuse.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. *N. multiannulata* est présente dans la coupe de Cerná rokle à partir du niveau 71,60 m et jusqu'au niveau 159,50 m, intervalle correspondant probablement à la partie moyenne et supérieure du Praguien. La distribution géographique de l'espèce *multiannulata* paraît limitée, pour l'instant, au bassin de Prague.

*Nowakia ampla* GESSA, 1996  
(Pl. 5, Fig. 1-8; Pl. 6, Fig. 5)

? 1975.- *Nowakia* aff. *acuaria*.- Mu-Xinan, p. 396-397, pl. 1, fig. 9-10.

? 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *acuaria* ssp. B n. ssp.- Alberti, p. 32, pl. 11, fig. 1-2.

HOLOTYPE. Spécimen IGR 17518 (Pl. 5, Fig. 1).

PARATYPES. Spécimens : IGR 17519 (Pl. 5, Fig. 2), IGR 17520 (Pl. 5, Fig. 3), IGR 17521 (Pl. 5, Fig. 4).

DERIVATIO NOMINIS. Du latin *amplus* (ample) faisant référence à la largeur de la chambre initiale.

LOCUS TYPICUS. Coupe de Cerná rokle aux environs de Kosor (bassin de Prague, République Tchèque).

STRATUM TYPICUM. Niveau situé à 163 m au-dessus du banc 87 dans la coupe de Cerná rokle, Formation de Praha, Membre de Dvorce-Prokop, Praguien (partie supérieure).

MATÉRIEL. 36 spécimens, pourvus de leur test ou à l'état de moule interne, provenant de la coupe de Cerná rokle aux niveaux : 150,70 m, 155 m, 157,70 m, 163 m et 163,30 m.

DIAGNOSE. Espèce de *Nowakia* caractérisée par une chambre initiale large ( $l_c \geq 0,12$  mm). L'ornementation transversale est constituée par des anneaux peu nombreux ( $N_1 \leq 8$ ) à profil aigu.

DESCRIPTION. Coquille de petite taille ( $L = 1$  mm environ); seul l'holotype atteint une taille moyenne ( $L = 1,75$  mm). Forme large et régulièrement conique avec un angle de croissance d'environ  $9-12^\circ$ . Les largeurs de la coquille aux différents niveaux de mesure sont comprises entre les valeurs suivantes:  $0,10 \leq l_a \leq 0,21$  mm,  $0,19 \leq l_1 \leq 0,31$  mm,  $0,26 \leq l_2 \leq 0,37$  mm (Fig. 104b-c). Les valeurs maximales et minimales de  $l_a$  ont été mesurées sur des individus de très petite taille ( $L < 0,5$  mm), ce qui explique le faible intervalle de variabilité indiqué dans la Fig. 104b.

La chambre initiale, de forme allongée, ogivale (le rapport  $L_c/l_c$  est compris entre 2,3 et 1,4 avec une valeur moyenne de 1,7), se caractérise par une grande taille avec les valeurs suivantes :  $0,20 \leq L_c \leq 0,37$  mm et  $0,12 \leq l_c \leq 0,21$  mm (Fig. 104a). Les observations au microscope électronique et en lame mince ne révèlent aucun prolongement apical (Pl. 5, fig. 1a, 2-3, 4a, 5-8; Pl. 6, Fig. 5).

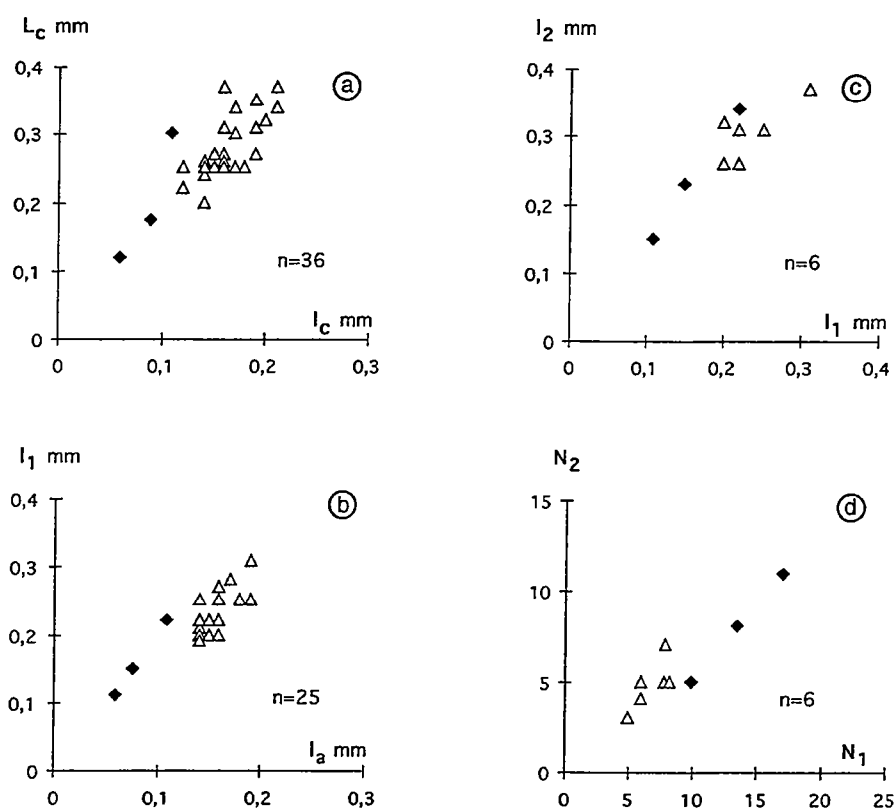


Fig. 104. - Diagrammes de dispersion pour différents caractères morphologiques mesurés sur l'ensemble des populations de *Nowakia ampla*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15. Le nombre d'individus,  $n$ , est indiqué dans chacun des graphiques. Celui-ci ne correspond pas obligatoirement au nombre de points reportés dans les graphiques du fait de la superposition de certains points. Les losanges noirs indiquent les valeurs minimale, moyenne et maximale, pour *Nowakia acuaria* s. str.

Les anneaux transversaux sont fins et leur nombre dans les deux premiers intervalles de mesure est de  $5 \leq N_1 \leq 8$  et  $3 \leq N_2 \leq 7$  (Fig. 104d). Les spécimens de petite taille et à chambre initiale large ( $L \leq 0,6$  mm,  $l_c \geq 0,12$  mm,  $n=11$ ) peuvent être attribués à l'espèce *ampla* en tenant compte du nombre d'anneaux (3 à 4) sur une longueur de 0,25 mm au-dessus de la chambre initiale.

Les valeurs moyennes, calculées sur les individus disponibles de l'espèce ( $n = 36$ ), sont :  $l_a = 0,15$  mm;  $l_1 = 0,23$  mm;  $l_2 = 0,30$  mm;  $L_c = 0,28$  mm;  $l_c = 0,16$  mm;  $N_1 = 6$ ;  $N_2 = 4$  (Fig. 91). L'ornementation longitudinale est constituée de fines costules au nombre de 2 sur une largeur de 0,05 mm dans l'intervalle II (Pl. 5, Fig. 1b, 4b, 6).

**SYNTHÈSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.** Afin de mieux définir la morphologie de *Nowakia ampla*, une analyse en composantes principales (Fig. 105) a été faite sur 25 individus, à partir des données de la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ). Les caractères morphologiques les mieux représentés sur l'axe factoriel 1 (62% de l'inertie) sont les largeurs  $l_c$  et  $l_a$  de la coquille et, en direction opposée, le nombre d'anneaux ( $N_1$ ). Les deux autres caractères ( $l_1$ ,  $L_c$ ) sont liés à l'axe 2 (22% de l'inertie) et, en partie, à l'axe 1. L'opposition entre les caractères de largeur et d'anneaux sur l'axe 1 se traduit par une coquille pourvue d'anneaux très espacés, très évasée, dès le premier intervalle de mesure.

Une comparaison des caractères morphologiques directement liés à la croissance ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ) est faite entre les assemblages de l'espèce aux différentes parties de la coupe de Cernárok (Fig. 106). La morphologie propre de la nouvelle espèce présente une importante stabilité au cours du temps.

**COMPARAISON.** La nouvelle espèce *Nowakia ampla* se différencie clairement de *N. acuaria* s.str. et de toutes les autres espèces de *Nowakia* du Praguien par les dimensions de la chambre initiale et le nombre très faible d'anneaux dès le premier intervalle. La grande taille de la chambre initiale, jamais inférieure à 0,2 mm pour la longueur  $L_c$  et 0,12 mm pour la largeur  $l_c$ , s'accompagne d'un développement de la coquille avec un grand angle de croissance, exprimé par des largeurs ( $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ) toujours supérieures aux valeurs moyennes de *N. acuaria* s.str.

La limite de séparation entre *N. ampla* et *N. lata*, fixée à un nombre d'anneaux  $N_1$  inférieur ou égal à 8 pour *ampla*, s'accompagne d'une différence de taille de la chambre initiale des deux espèces. Les valeurs moyennes de  $L_c$  et  $l_c$  de *N. lata* sont à peu près égales aux valeurs minimales de *N. ampla*.

*Nowakia (Nowakia) acuaria* ssp. B, en provenance du Maroc (Rabat-Tiflet, Praguien supérieur), semble très proche de *N. ampla* si l'on considère les dimensions de la chambre initiale, le nombre d'anneaux et de costules des spécimens figurés par Alberti (1993, pl. 11, fig. 1-2). Toutefois cette sous-espèce de grande taille est pourvue d'une chambre initiale renflée, avec une épine apicale modérément longue, jamais observée chez *N. ampla*.

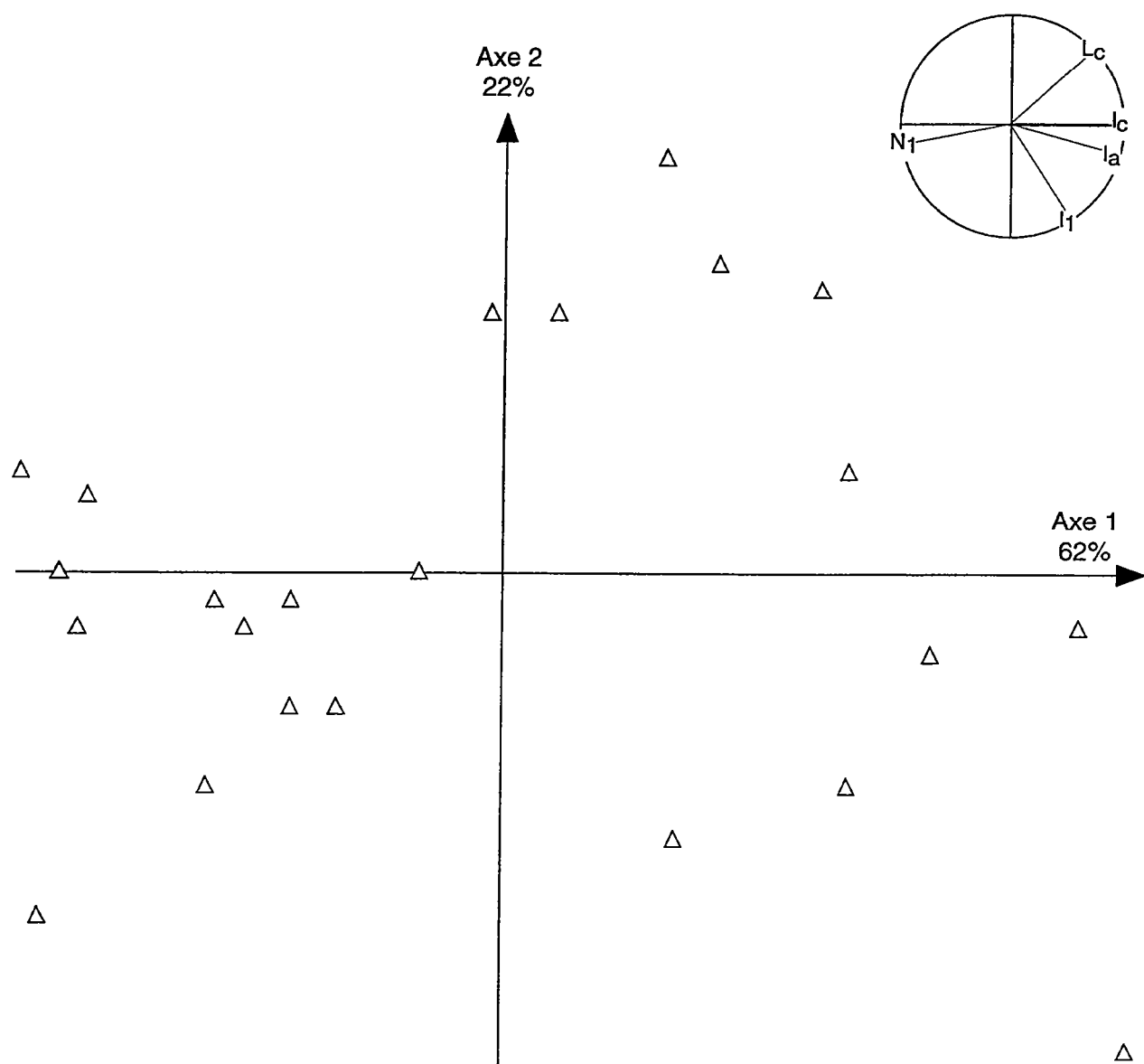


Fig. 105. - Cercles de corrélation des variables et projections des individus sur les axes factoriels 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales pour l'ensemble des populations de *Nowakia ampla*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.

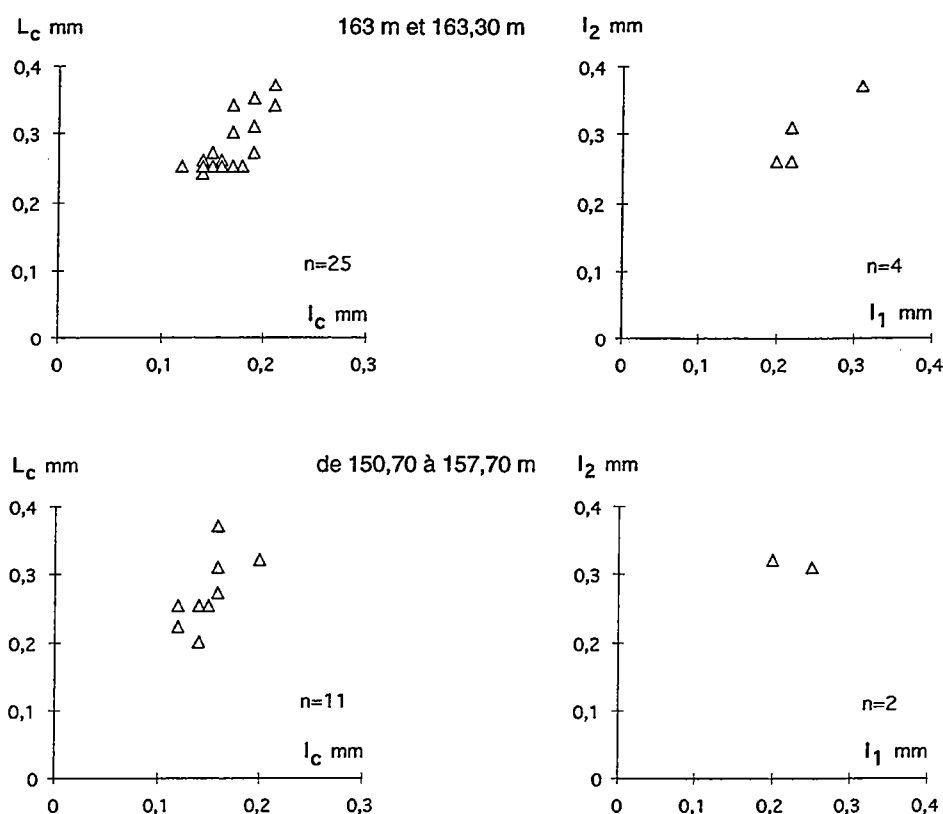


Fig. 106. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_1$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia ampla*, échantillonnées à différents niveaux dans la partie sommitale de la coupe de Cerná rokle.

REMARQUE. Au cours de l'ontogénèse des espèces du genre *Nowakia*, l'espacement des anneaux devient de plus en plus grand, le maximum étant atteint au stade adulte; parfois une phase de sénescence se manifeste par la présence d'anneaux plus fins et resserrés dans la partie la plus distale de la coquille (Lardeux, 1969, pl. XXXIII, fig. 4). La même tendance à l'espacement des anneaux est relevée non seulement pour les autres Dacryoconarides pourvus d'ornementation transversale, mais aussi pour les Homocténides et les Tentaculitides. La nouvelle espèce *N. ampla* présente un rapide espacement des anneaux dès le premier intervalle de mesure; cet état pourrait être éventuellement lié à une accélération du taux de développement morphologique; une tendance analogue, cependant moins marquée, est aussi présente chez *N. lata*. Toutefois, rien ne prouve que cette ornementation transversale exprime vraiment le rythme de croissance de la coquille.

La véritable longueur des coquilles de Dacryoconarides reste difficile à évaluer, étant trop liée à l'état de préservation du matériel. A Cerná rokle les spécimens de *N. ampla*, caractérisés par une petite taille, gardent leur typologie morphologique dans les différents niveaux étudiés tout le long de la coupe et donc dans la succession de plusieurs générations. Le faible nombre de représentants de *N. ampla* dans chaque niveau étudié ne permet pas, de façon statistique, d'estimer une éventuelle différence de longueur de la coquille entre *N. ampla* et les autres espèces de Dacryoconarides.

DISCUSSION. Des morphotypes de *Nowakia acuaria*, caractérisés par un angle apical élevé (15-18°) et des anneaux espacés dans la région proximale, avaient déjà été remarqués par Boucek (1964, p. 61, 63-64) dans la partie supérieure du Calcaire de Dvorce-Prokop. Aucun spécimen présentant cette morphologie n'a toutefois pu être mis en synonymie avec *N. ampla* en raison de l'absence de figuration.

Dans sa conception de *T. acuaria*, Ludvigsen (1972, fig. 6) associe des individus qui présentent les valeurs typiques de *N. acuaria* en ce qui concerne la densité d'anneaux et les dimensions de la chambre initiale, et d'autres individus qui pourraient correspondre à la nouvelle espèce *Nowakia ampla*; mais, en l'absence de figuration, toute attribution reste douteuse.

Les spécimens de *Nowakia* aff. *acuaria*, décrits et figurés par Mu-Xinan (1975) en provenance du Tibet, montrent des dimensions de la chambre initiale et un nombre d'anneaux dans le premier intervalle  $N_1$  comparables à ceux de *N. ampla*. Une attribution certaine à *N. ampla* reste difficile en raison de la déformation des spécimens figurés.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. A Cerná rokle *Nowakia ampla* est présente de façon irrégulière du niveau 150,70 m jusqu'au sommet de la coupe à 163,30 m, Praguén (partie supérieure). Une éventuelle extension de cette espèce dans l'Emsien ne peut pas être exclue pour l'instant.

La présence de *N. ampla* est certaine dans le bassin de Prague et probable dans plusieurs autres régions comme le Maroc, l'Arctique Canadien et le Tibet.

#### *Nowakia kabylica* ALBERTI, 1980

(Pl. 2, Fig. 7; Pl. 6, Fig. 3, 6)

- 1980.- *Nowakia* ? *kabylica* n. sp.- Alberti, p. 15-16, fig. 2.
- 1982a.- *Nowakia sororcula* n. sp.- Lukes, p. 409-411, pl. I, fig. 1, pl. II, fig. 1-6.
- p 1984.- *Nowakia sororcula* LUKES.- Alberti, p. 29-37, pl. 2, fig. 14-15. (non pl. 2 fig. 13 = *H. cf. bohémica*).
- 1985.- *Nowakia sororcula* LUKES.- Chlupáč *et al.*, p. 22-24, pl. 1, fig. 4.
- 1985a.- *Nowakia* ? *kabylica* (= *sororcula* ).- Alberti, p. 41.
- p 1985b.- *Nowakia sororcula* LUKES.- Alberti, p. 376, 378. (non pl. 1, fig. 2 = spécimen déformé).
- 1985.- *Nowakia sororcula* LUKES.- Lukes, p. 179, pl. IV, fig. 3-4, pl. VI, fig. 3.
- 1988.- *Nowakia* ? *kabylica*.- Alberti, pl. 1, fig. 2-4.
- p 1993.- *Nowakia* (*Nowakia*) *kabylica* ALBERTI.- Alberti, p. 42-43, pl. 14, fig. 1-5, 8, 17-18; pl. 46, fig. 4. (non pl. 14, fig. 9-16 = *Homoctenowakia senex* ?; non pl. 14, fig. 6-7 = spécimens déformés).

HOLOTYPE. Spécimen désigné par Alberti (1980; 1993 pl. 14, fig. 17-18) provenant de la coupe "Amalou" aux environs de Beni Afeur (petite Kabylie, Atlas tellien, Algérie NE).

MATÉRIEL. 385 spécimens pourvus de leur test ou à l'état de moule interne provenant de la coupe de Cerná rokle aux niveaux : b. 82, b. 86, b. 87, 3 m, 4,80 m, 5 m et 7,70 m. Nombreux spécimens provenant du banc 14 et 16 de la coupe de Velká Chuchle.

DESCRIPTION. Coquille de petite taille ( $L = 1$  à  $2$  mm), de forme conique, très étroite, avec un angle de croissance d'environ  $4$  à  $8^\circ$ . La largeur de la coquille aux différents niveaux de mesure est comprise entre les valeurs suivantes :  $0,05 \leq l_a \leq 0,08$  mm,  $0,09 \leq l_1 \leq 0,16$  mm,  $0,12 \leq l_2 \leq 0,20$  mm (Fig. 107b-c).

La chambre initiale est très petite et ses dimensions sont comprises entre les valeurs suivantes :  $0,10 \leq L_c \leq 0,20$  mm et  $0,05 \leq l_c \leq 0,10$  mm (Fig. 107a). Le rapport  $L_c/l_c$ , compris entre 3,3 et 1,2 avec une valeur moyenne de 2, souligne la forme allongée de la chambre initiale. Un prolongement apical est parfois visible (Pl. 6, Fig. 6).

Les anneaux transversaux ont un profil arrondi et sont peu prononcés; leur nombre dans les deux premiers intervalles de mesure est de  $10 \leq N_1 \leq 17$  et  $6 \leq N_2 \leq 11$  (Fig. 107d).

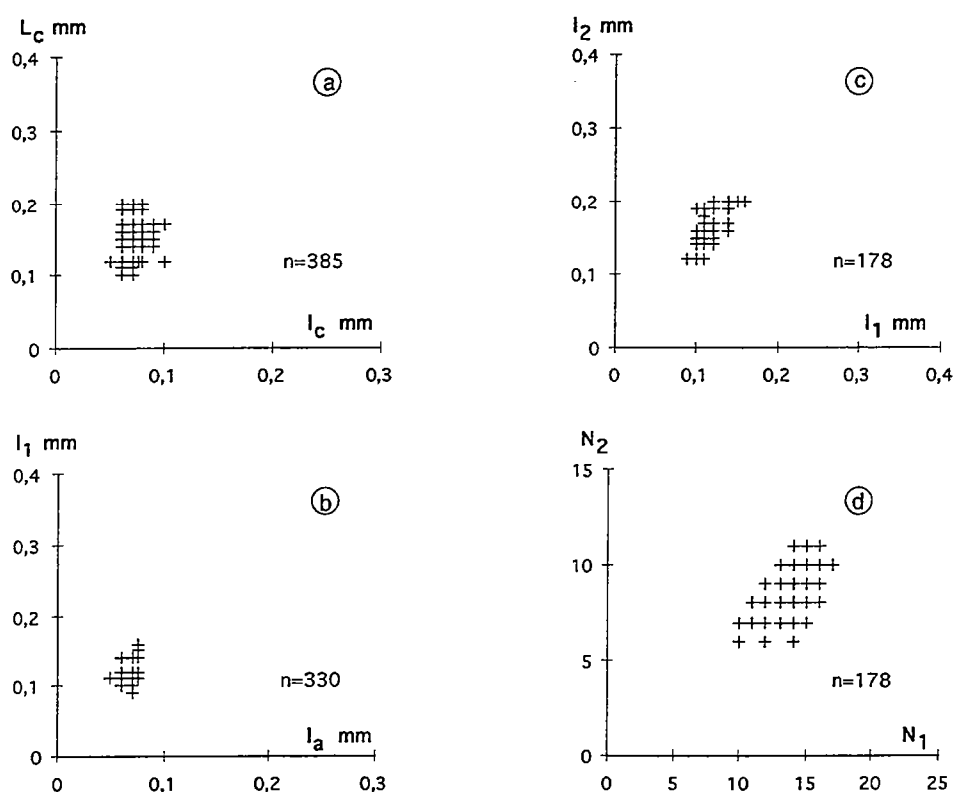


Fig. 107. - Diagrammes de dispersion pour différents caractères morphologiques mesurés sur l'ensemble des populations de *Nowakia kabylica*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15. Le nombre d'individus,  $n$ , est indiqué dans chacun des graphiques. Celui-ci ne correspond pas obligatoirement au nombre de points reportés dans les graphiques du fait de la superposition de nombreux points.

Les valeurs moyennes (calculées sur l'ensemble des individus de l'espèce *kabylica*) sont :  $l_a = 0,07$  mm;  $l_1 = 0,12$  mm;  $l_2 = 0,17$  mm;  $L_c = 0,14$  mm;  $l_c = 0,07$  mm;  $N_1 = 13$ ;  $N_2 = 8$  (Fig. 91).

L'ornementation longitudinale est constituée par de fines costules, au nombre de 3 sur une largeur de 0,05 mm dans les intervalles III à IV (Pl. 2, Fig. 7).

**SYNTHÈSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.** L'ensemble des caractères morphologiques de la région apicale ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ) a été considéré pour 330 individus de *N. kabylica* provenant de la coupe de Cerná rokle, en utilisant la méthode de l'analyse en composantes principales (Fig. 108). La projection sur les axes factoriels 1 et 2, qui expriment un total de 64% de l'inertie, montre une bonne représentation de l'ensemble des individus et des variables qui les définissent. La largeur de la chambre initiale ( $l_c$ ) et la largeur du premier anneau ( $l_a$ ) sont liées à l'axe 1, alors que la longueur de la chambre initiale ( $L_c$ ) et le nombre d'anneaux

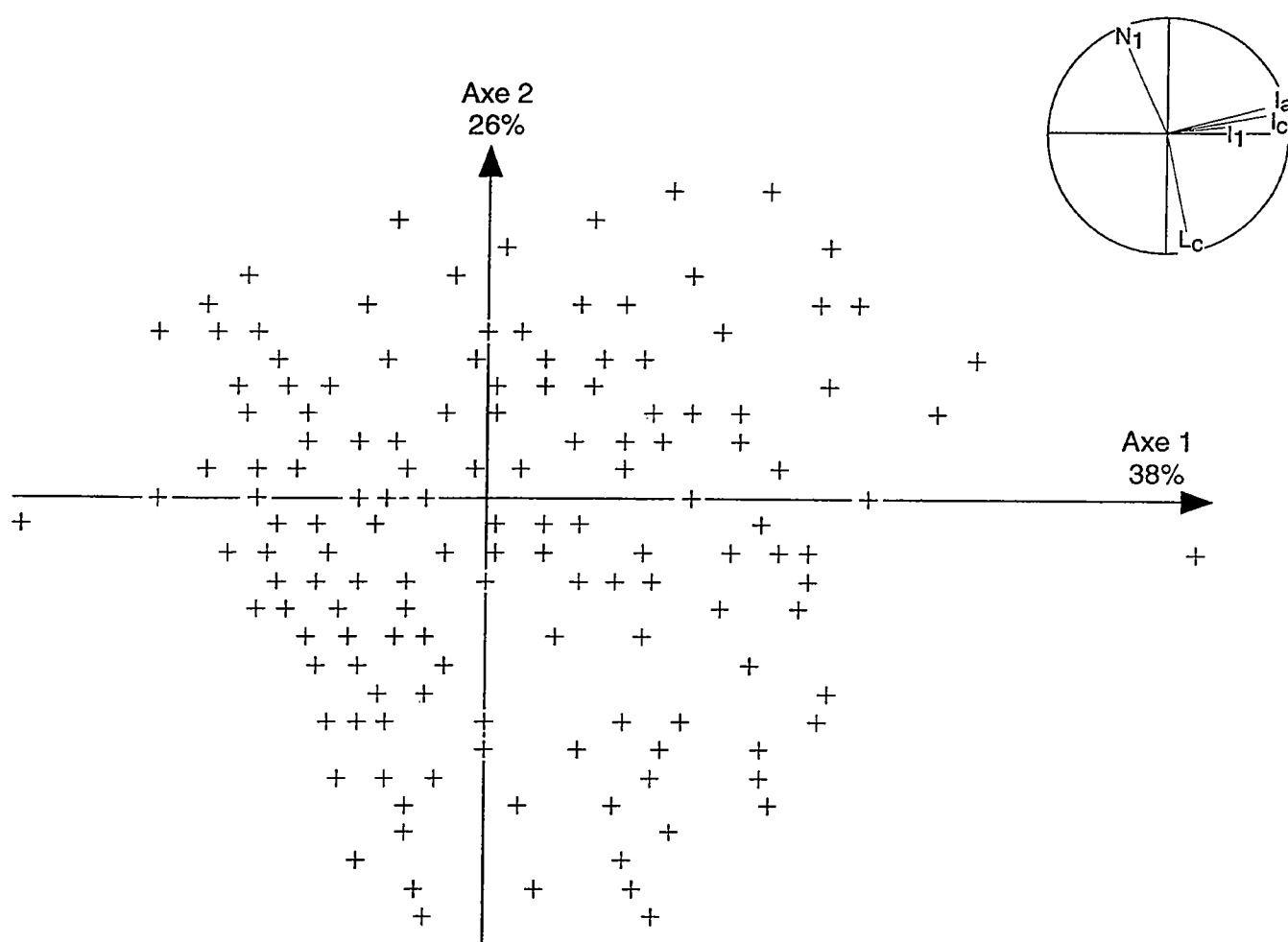


Fig. 108. - Cercles de corrélation des variables et projections des individus sur les axes factoriels 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales pour l'ensemble des populations de *Nowakia kabylica*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.



( $N_1$ ) s'opposent sur l'axe 2. Au contraire, la largeur de la coquille ( $l_1$ ) est mieux exprimée, par quelques individus, sur l'axe factoriel 3. L'ensemble des individus est réparti de façon uniforme dans le plan à l'exception de deux spécimens mieux exprimés sur l'axe 1 (Fig. 108). Toutefois, la variabilité morphologique des spécimens reste limitée aux intervalles donnés dans la description.

Les caractères morphologiques indiquant la croissance de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ) chez cette espèce ont été comparés à différents niveaux de la coupe de Cerná rokle (Fig. 109). La variabilité morphologique est assez limitée pour les assemblages entre les bancs 82 et 87, d'une part, et entre les niveaux 3 m et 7,70 m d'autre part. En comparant les individus de l'ensemble de la coupe, aucune dérive morphologique n'apparaît chez cette espèce au cours du temps.

COMPARAISON. L'espèce *kabylica* se différencie de *N. acuaria* par le profil plus arrondi de ses anneaux, qui restent toutefois bien délimités par rapport aux espaces interannulaires, ce qui n'est pas le cas chez le genre *Viriatellina*. Les relations entre *N. kabylica* et les *Paranowakia* du Lochkovien nécessitent d'être clarifiées à la fois au plan de la morphologie et de la répartition stratigraphique; la principale différence entre les deux taxons est représentée par le prolongement apical nettement plus court chez l'espèce *kabylica*, qui est également de taille plus réduite.

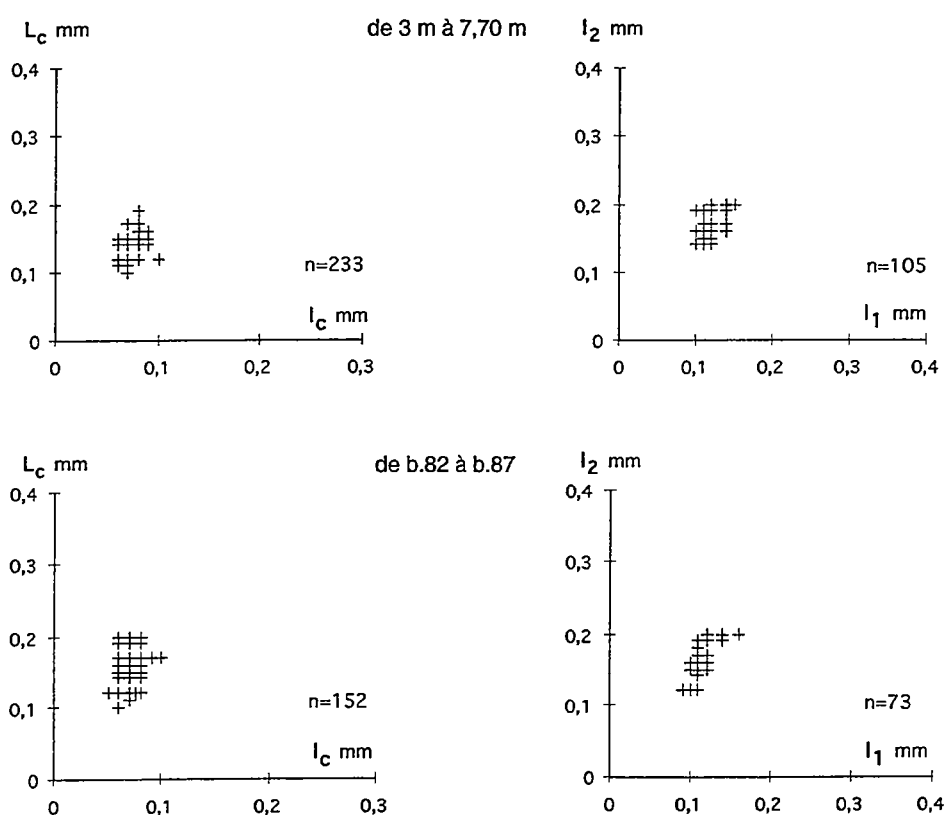


Fig. 109. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia kabylica*, échantillonnées à différents niveaux dans la partie inférieure de la coupe de Cerná rokle.

DISCUSSION. *Nowakia kabylica* est une espèce établie en Algérie par Alberti (1980), alors que l'espèce *N. sororcula* est un synonyme plus récent défini dans le Lochkovien du bassin de Prague. La variabilité morphologique de *N. kabylica*, provenant de la coupe de Cerná rokle, est très limitée; une comparaison morphologique entre assemblages du Lochkovien de différentes localités est envisageable pour mieux définir les champs de variabilité de *N. kabylica* et des différents espèces de *Paranowakia*.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. Dans la littérature *N. kabylica* est citée du Lochkovien supérieur au Praguien inférieur. Dans les niveaux échantillonnés de la coupe de Cerná rokle, ce taxon est localisé à la partie inférieure du Praguien. L'espèce *kabylica* est présente dans le bassin de Prague, en Allemagne et en Algérie, mais une plus large distribution géographique est probable (Alberti, 1993).

*Nowakia pragensis* LUKES, 1991

(Pl. 2, Fig. 6; Pl. 6, Fig. 2a-b)

1991.- *Nowakia pragensis* n. sp.- Lukes, p. 105-106, pl. I, fig. 1-4, pl. II, fig. 1.

HOLOTYPE. Spécimen désigné par Lukes (1991, pl. I, fig. 1-3) en provenance des niveaux inférieurs du Calcaire de Dvorce-Prokop (7,4 m au-dessus du banc 80) dans la carrière de Cerná rokle (République Tchèque).

MATÉRIEL. 628 spécimens pourvus de leur test ou à l'état de moule interne provenant de la coupe de Cerná rokle aux niveaux : 3 m, 4,80 m, 5 m, 7,70 m, 8,20 m, 8,60 m, 8,70 m, 8,80 m et 10,70 m, 18,10 m, 29,30 m, 33 m. Plusieurs spécimens provenant du banc 36 de la coupe de Velká Chuchle.

DESCRIPTION. Spécimens de taille moyenne ( $L = 2$  mm), avec des individus qui atteignent une longueur maximale d'environ 4 mm. La coquille de *Nowakia pragensis* a une forme conique, étroite dans le premier intervalle de mesure ( $\alpha = 6^\circ$ ) et qui s'élargit ensuite au cours de la croissance ( $10-12^\circ$ ). Les largeurs de la coquille aux différents niveaux de mesure sont comprises entre les valeurs suivantes :  $0,07 \leq l_a \leq 0,10$  mm,  $0,11 \leq l_1 \leq 0,20$  mm,  $0,17 \leq l_2 \leq 0,32$  mm (Fig. 110b-c).

La chambre initiale est très allongée, avec une forme plus élargie et arrondie dans la partie inférieure. Les dimensions de la chambre initiale sont comprises entre :  $0,14 \leq L_c \leq 0,27$  mm et  $0,07 \leq l_c \leq 0,11$  mm (Fig. 110a). L'allongement de la chambre initiale est bien indiqué par le rapport  $L_c/l_c$  avec les valeurs maximale, minimale et moyenne égales respectivement à 3,4, 1,8 et 2,4. *N. pragensis* présente, ainsi, la chambre initiale la plus allongée de toutes les espèces de

*Nowakia* du Praguien. Un court prolongement apical, tel qu'il est décrit sur l'holotype, s'observe parfois dans les spécimens recensés.

Les anneaux transversaux sont bien marqués et à profil aigu; leur nombre dans les deux premiers intervalles de mesure est de  $7 \leq N_1 \leq 12$  et  $3 \leq N_2 \leq 8$  (Fig. 110d).

Les valeurs moyennes (calculées sur l'ensemble des individus de l'espèce *pragensis*) sont :  $l_a = 0,08$  mm;  $l_1 = 0,14$  mm;  $l_2 = 0,22$  mm;  $L_c = 0,20$  mm;  $l_c = 0,08$  mm;  $N_1 = 10$ ;  $N_2 = 5$  (Fig. 91).

L'ornementation longitudinale est constituée par de fines costules au nombre de 3 sur une largeur de 0,05 mm dans les intervalles II et III (Pl. 2, Fig. 6).

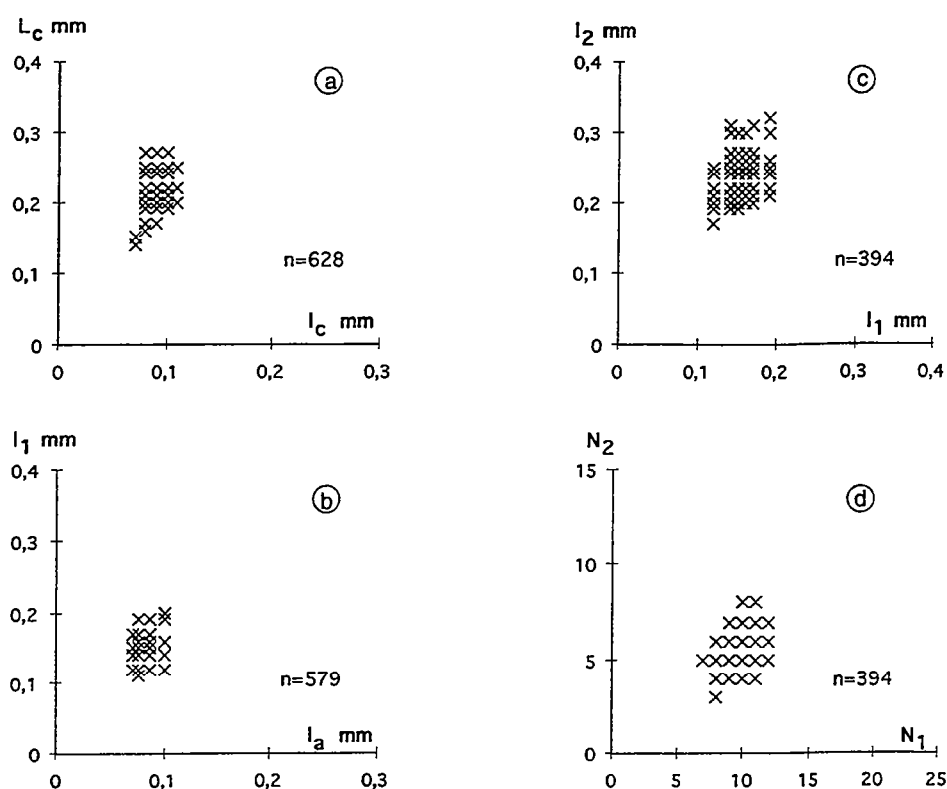


Fig. 110. - Diagrammes de dispersion pour différents caractères morphologiques mesurés sur l'ensemble des populations de *Nowakia pragensis*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15. Le nombre d'individus,  $n$ , est indiqué dans chacun des graphiques. Celui-ci ne correspond pas obligatoirement au nombre de points reportés dans les graphiques du fait de la superposition de nombreux points.

**SYNTHÈSE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.** Afin de mieux définir la morphologie de *Nowakia pragensis*, un total de 579 individus a été traité par une analyse en composantes principales, qui prenait en compte par les caractères de la région apicale de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_a$ ,  $l_1$ ,  $N_1$ ). Une bonne projection des individus et des variables est indiquée par les axes factoriels 1 et 2, qui expriment respectivement 39% et 23% de l'inertie du nuage (Fig. 111). Les caractères morphométriques de la chambre initiale sont très liés à l'axe 1 où la plupart des individus est projetée. Les spécimens de *N. pragensis* montrent une nette opposition entre la largeur ( $l_1$ ) et le nombre d'anneaux ( $N_1$ ), caractères situés aux deux extrémités de l'axe 2 (Fig. 111). La morphologie de *N. pragensis* se caractérise par une chambre initiale allongée et par une coquille évasée, pourvue d'anneaux espacés.

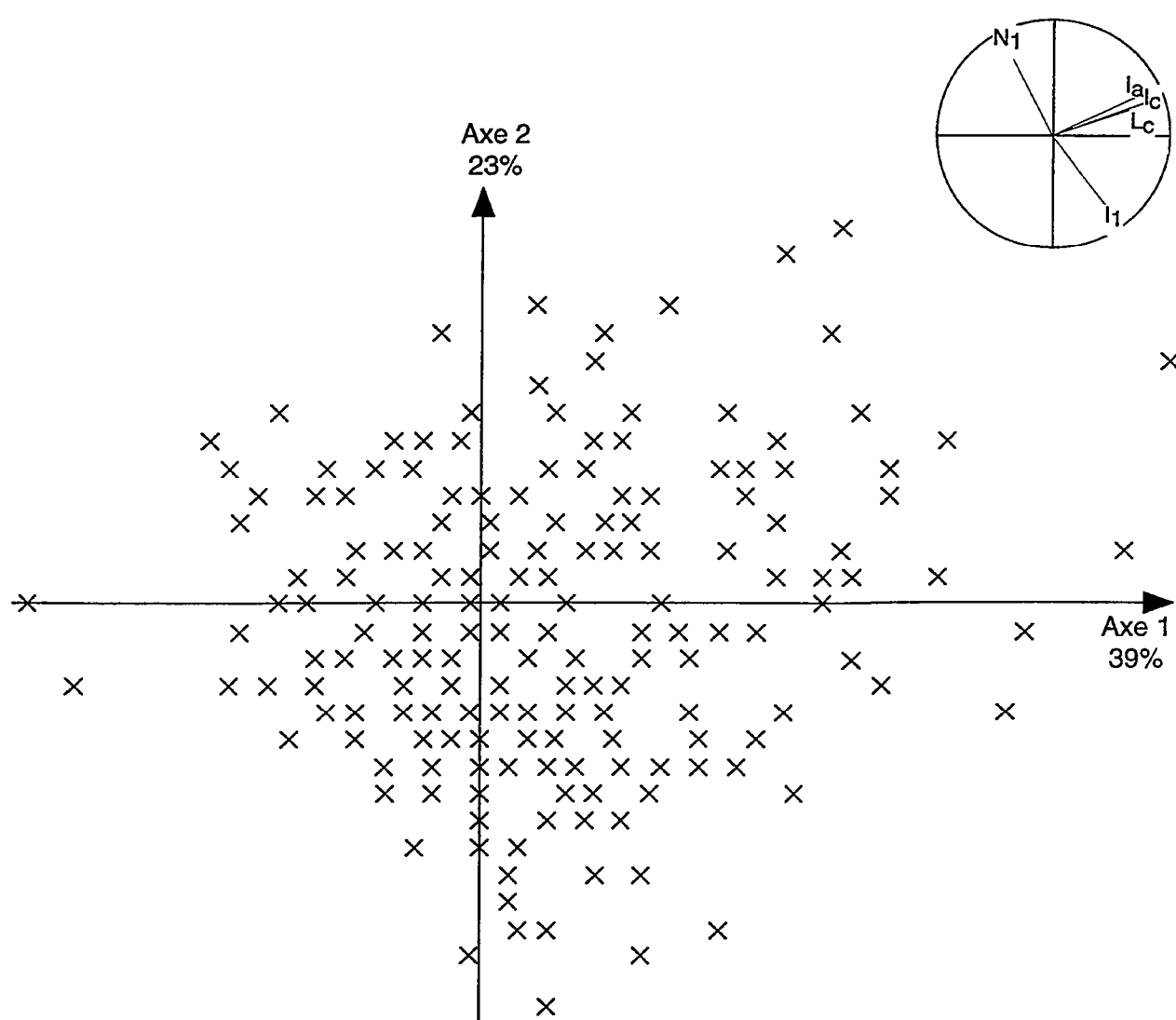


Fig. 111. - Cercles de corrélation des variables et projections des individus sur les axes factoriels 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales pour l'ensemble des populations de *Nowakia pragensis*, échantillonnées à Cerná rokle. La signification des abréviations utilisées pour les différents caractères morphologiques est indiquée dans la Fig. 15.

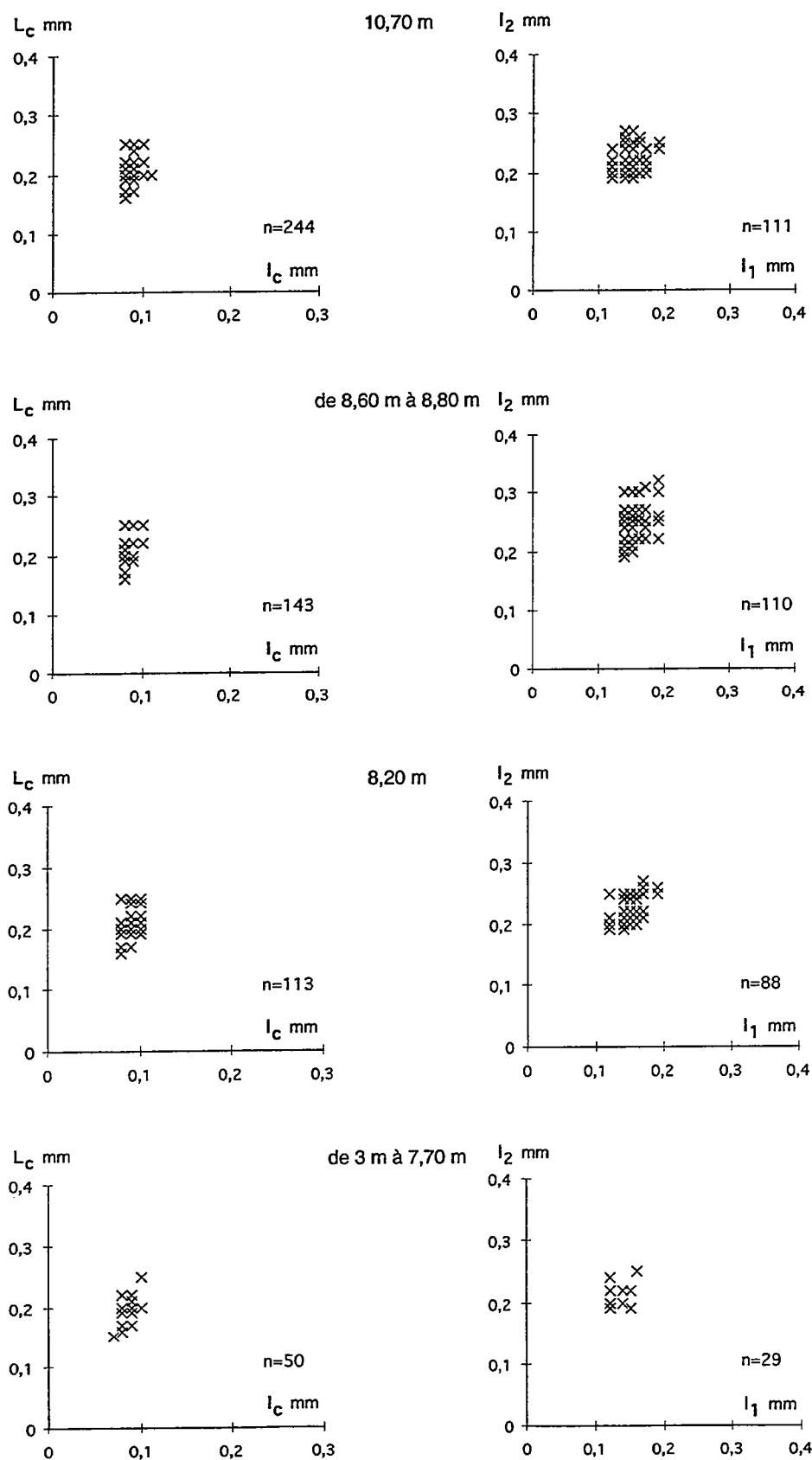


Fig. 112. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia pragensis*, échantillonnées à différents niveaux dans la partie inférieure de la coupe de Cerná rokle.

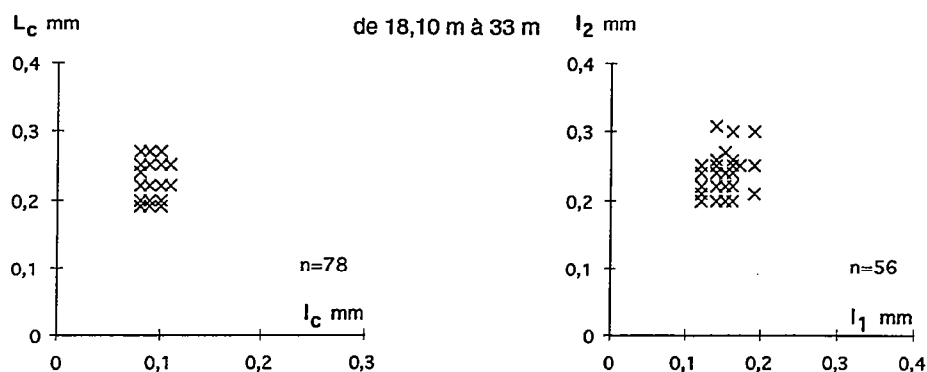


Fig. 113. - Diagrammes de dispersion relatifs à la taille de la chambre initiale ( $L_c$  et  $l_c$ ; graphiques de gauche) et à l'évasement de la coquille ( $l_1$  et  $l_2$ ; graphiques de droite) mesurés sur les populations de *Nowakia pragensis*, échantillonnées à différents niveaux dans la partie inférieure de la coupe de Cerná rokle.

Les spécimens de *N. pragensis* provenant de différents niveaux stratigraphiques de la coupe de Cerná rokle ont été comparés (Fig. 112-113) sur la base des caractères morphologiques les plus liés à la croissance de la coquille ( $L_c$ ,  $l_c$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ). Les assemblages de *N. pragensis* de niveaux stratigraphiques proches ont été réunis après avoir vérifié l'uniformité des variations exprimées à chaque niveau. La comparaison des caractères morphologiques entre les assemblages indique une champ de variation équivalent dans les différentes parties de la coupe.

COMPARAISON. Le caractère le plus distinctif de *N. pragensis* est la forme oblongue de la chambre initiale, qui est la plus allongée (valeurs les plus élevées du rapport  $L_c$  sur  $l_c$ ) des espèces du genre *Nowakia* (Pl. 6, Fig. 2b). Deux autres espèces, *N. lata* et *N. ampla*, présentent une chambre initiale de taille plus importante, où la largeur  $l_c$  est tout à fait proportionnelle à la longueur  $L_c$ , ce qui n'est pas le cas pour *N. pragensis*.

La différence principale entre *N. acuaria* s.str. et *N. pragensis* réside dans le nombre d'anneaux, qui est beaucoup plus réduit chez la dernière espèce, définissant ainsi de larges espaces interannulaires dès le premier intervalle de mesure.

REMARQUE. La diagnose de *N. pragensis* (Lukes, 1991) mentionne un nombre de 8-10 anneaux sur 0,05 mm dans la partie proximale de la coquille. Les mesures effectuées sur de grandes populations (628 individus) nous donnent une valeur  $N_1$  comprise entre 7 et 12, mais la valeur maximale 12 est limitée à quelques rares spécimens.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. Dans la coupe de Cerná rokle *Nowakia pragensis* est restreinte à la partie inférieure du Praguien. *N. pragensis* n'est connue, pour le moment, que dans le bassin de Prague.

### 3. Implications biostratigraphiques

Les associations de Dacryoconarides échantillonnées le long de la coupe de Cerná rokle, où la presque totalité du Praguien est exposée (Fig. 114), permettent de délimiter l'extension des différentes espèces de *Nowakia*, souvent associées à divers autres genres de Dacryoconarides (*Styliolina*, *Guerichina* et *Peneauia*). La relative constance du faciès du Calcaire de Dvorce-Prokop indique que la distribution verticale des espèces n'est pas contrôlée par des changements brusques de l'environnement.

*N. kabylica* et *N. pragensis* sont principalement limitées à la partie inférieure du Praguien, en association avec le genre *Styliolina*. La partie supérieure de l'étage est caractérisée par la présence concomitante de plusieurs autres espèces de *Nowakia*, en particulier *N. lata* n. sp. et *N. ampla* n. sp. L'apparition successive des différentes espèces de *Nowakia* dans la coupe de Cerná rokle permet de définir des biozones d'intervalle entre l'apparition d'une espèce et l'apparition de l'espèce suivante (Fig. 114).

Dans la succession de Cerná rokle la première occurrence de cinq espèces de *Nowakia* a pu être fixée. En revanche, *N. kabylica*, présente dès la base de la coupe, apparaît au Lochkovien. La limite inférieure de cette biozone n'a donc pu être définie ici en raison de l'absence d'échantillonnage dans le Lochkovien. A Cerná rokle, les biozones d'intervalle suivantes peuvent ainsi être distinguées de la plus ancienne à la plus récente : biozones à *pragensis*, à *acuaria* s.str., à *lata*, à *multiannulata*, à *ampla* (Fig. 114).

1) La biozone d'intervalle de *N. pragensis* est comprise entre l'apparition de l'espèce index à 3 m et l'apparition de *N. acuaria* s. str. à 8,80 m. Un intervalle d'incertitude d'environ 4 m persiste sur la première occurrence de l'espèce index.

2) La biozone d'intervalle de *N. acuaria* s. str. est comprise entre l'apparition de l'espèce index à 8,80 m et l'apparition de *N. lata* à 36,80 m. Un intervalle d'incertitude d'environ 0,1 m persiste sur la première occurrence de l'espèce index.

3) La biozone d'intervalle de *N. lata* est comprise entre l'apparition de l'espèce index à 36,80 m et l'apparition de *N. multiannulata* à 71,60 m. Un intervalle d'incertitude d'environ 4 m persiste sur la première occurrence de l'espèce index.

4) La biozone d'intervalle de *N. multiannulata* est comprise entre l'apparition de l'espèce index à 71,60 m et l'apparition de *N. ampla* à 150,70 m. Un intervalle d'incertitude d'environ 3 m persiste sur la première occurrence de l'espèce index.

5) La biozone d'intervalle de *N. ampla* est définie par l'apparition de l'espèce index à 150,70 m et la limite supérieure de cette biozone est marquée par l'apparition de l'espèce index de la biozone suivante. L'utilisation du genre *Guerichina*, présent dans la coupe avec l'espèce *strangulata*, permet d'affiner la biozonation locale proposée à partir des espèces des *Nowakia*.

A partir de la puissance de la succession praguienne à Cerná rokle (170 m) et de la durée de cet étage, évaluée à environ 6 m.a. (Fordham, 1992), la durée de chaque biozone peut être estimée de manière approximative. Une telle évaluation se base sur l'hypothèse d'un taux de sédimentation constant. Les caractéristiques de la succession de Cerná rokle permettent

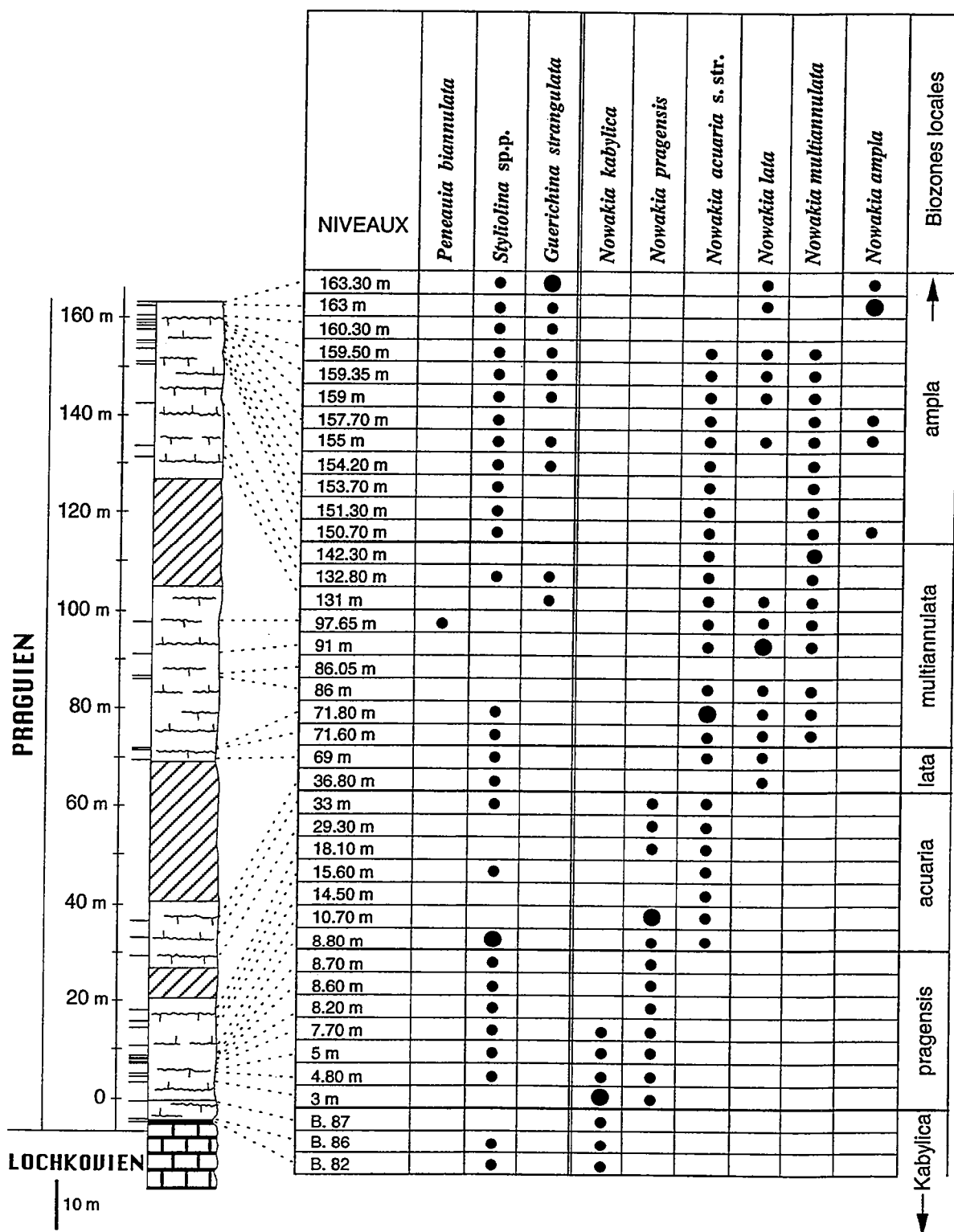


Fig. 114. - Distribution des Dacryoconarides dans la coupe de Cerná rokle et biozonation locale des espèces de *Nowakia*. Les abondances maximales (acmé) des différents taxons sont indiquées par les points les plus gros.



d'envisager, au moins de façon générale, une telle condition. Des variations d'ordre mineur sont cependant enregistrées, par exemple entre 70 et 100 m, avec l'alternance de bancs calcaires micritiques gris clair et de niveaux argilo-carbonatés sombres, riches en matière organique et en Dacryoconarides. Une différence du taux de sédimentation est tout à fait probable entre ces deux types lithologiques avec les niveaux argileux qui traduisent vraisemblablement une certaine "condensation" du temps. Une estimation moyenne de l'intervalle de temps représenté par la séquence carbonatée exposée à Cerná rokle peut, malgré tout, être envisagée en raison du caractère cyclique de ce type de sédimentation.

Les cinq biozones de *Nowakia* se développent sur des épaisseurs comprises entre 6 et 80 m environ. La biozone d'intervalle la plus courte, celle de *pragensis*, est évaluée à environ 0,22 millions d'années. Les biozones d'intervalle à *acuaria* s.str. et à *lata* se poursuivent sur environ 30 m chacune; la durée de ces deux biozones est de ce fait évaluée entre 1 et 1,3 millions d'années. La biozone d'intervalle à *multiannulata* s'étend sur environ 80 m et correspond à une durée estimée à environ 3 millions d'années. La durée de la biozone *ampla* n'est pas évaluée car son sommet n'est pas délimité dans la coupe.

La biozonation proposée à partir des espèces de *Nowakia* est, pour l'instant, limitée à la seule coupe de Cerná rokle. Les synonymies retenues suggèrent cependant que les espèces nouvelles décrites ici sont probablement présentes dans d'autres régions, ce qui permettrait d'étendre la biozonation proposée à Cerná rokle. Des études biométriques faites à partir d'associations de Dacryoconarides en provenance d'autres coupes du bassin de Prague mais aussi d'autres régions, seraient utiles pour tester la validité de la biozonation locale proposée ici.

Une subdivision de la biozone à *Nowakia acuaria* s.l. avait déjà été envisagée par Alberti (1993, 1995). Cette biozonation concerne, d'une manière très générale, le Praguien d'Europe et d'Afrique du Nord et n'était pas illustrée par des exemples précis. Il est donc difficile de comparer ces propositions aux résultats obtenus sur la coupe de Cerná rokle.



## **CHAPITRE VII**

### **DISCUSSION : SIGNIFICATION DES ESPÈCES DE *NOWAKIA***



## 1. Définition et application du concept d'espèce

L'espèce constitue l'unité de base de la systématique. Sa définition, fondée sur l'interfécondité entre les individus d'une ou plusieurs populations (géographiquement isolées ou non), est ainsi limitée aux seuls organismes à reproduction sexuée (ex: Mayr, 1942, 1963). L'élément discriminant fondamental de l'espèce ainsi définie se situe au niveau du génome, alors qu'en systématique traditionnelle, la reconnaissance d'une espèce s'appuie le plus souvent sur des critères morphologiques (ex: Raup et Stanley, 1971; Raffi et Serpagli, 1993). Ces derniers, cependant, traduisent généralement l'expression du génome au niveau du morphotype, ce qui fait qu'une systématique établie sur la morphologie reflète malgré tout une certaine réalité génétique. Dans l'application du concept d'espèce en paléontologie, la morphologie devient de fait un moyen pratique pour différencier des espèces et, d'une façon détournée, pour rendre compte du patrimoine génétique. Une revue complète des différentes conceptions de l'espèce a été présentée par Nixon et Wheeler (1990). Ces auteurs soulignent notamment la signification et le rôle de l'espèce dans la phylogenèse. L'espèce phylogénétique, définie par Nixon et Wheeler (1990), correspond au "plus petit ensemble de populations (sexuées) ou lignée (asexuées) identifiables par une unique combinaison des caractères hérités chez des individus comparables". Une telle définition a comme objectif d'identifier les plus petites lignées du modèle phylogénétique en utilisant les méthodes cladistiques.

L'espèce fossile constitue le point de départ pour toutes les considérations dérivant de la paléontologie, qu'elles soient d'ordre évolutif, biostratigraphique, biogéographique ou paléoenvironnemental. Une définition de l'espèce restreinte au seul holotype s'avère alors insuffisante et nécessite d'être élargie à l'ensemble des organismes représentatifs de l'espèce. Le concept d'espèce utilisé ici repose sur la reconnaissance et la caractérisation des plus petits groupes morphologiquement homogènes et constants au cours du temps. L'étude de populations distribuées verticalement, c'est à dire se succédant dans une séquence stratigraphique non perturbée, a permis de préciser les modalités des variations morphologiques et de leur attribuer une signification taxinomique. La succession au cours du temps des mêmes types morphologiques de *Nowakia* a été replacée dans un cadre phylogénétique.

L'attribution de *Nowakia lata*, *N. multiannulata* et *N. ampla* au rang d'espèce se justifie par la persistance au cours du temps (c'est à dire dans plusieurs échantillons superposés) des différences morphologiques relevées entre leurs populations respectives. En effet, lorsque plusieurs ensembles individuellement homogènes, mais différents entre-eux, coexistent au sein d'une même niche écologique et que ceci persiste durant un laps de temps assez important (de l'ordre de plusieurs centaines de milliers d'années dans le cas de Cerná rokle), c'est bien la preuve qu'il n'y a pas eu de phénomènes d'hybridation entre ces ensembles.

L'interfécondité a maintenu l'homogénéité morphologique de chaque ensemble au cours du temps. Il paraît donc légitime d'attribuer un statut d'espèce véritable à ces ensembles fossiles. De plus, le mode de vie planctonique de ces organismes garantit une certaine indépendance vis à vis des variations paléoenvironnementales, ce qui restreint l'existence d'éventuels écotypes. Dans la coupe de Cerná rokle, en accord avec les positions défendues par Reymont (1980), la présence de différents types morphologiques dans un niveau stratigraphique donné, exclut leur attribution au rang de sous-espèce. Leur coexistence dans un même lieu et au même moment implique qu'il ne peut s'agir de variants géographiques.

La distinction entre les diverses espèces de *Nowakia* recensées dans la coupe de Cerná rokle a été réalisée en testant l'ensemble des caractères morphologiques. Trois des nouvelles espèces ainsi définies conduisent à réduire la variabilité de l'espèce *acuaria*. Cependant, malgré cette limitation, *Nowakia acuaria* s.str. garde encore une grande "plasticité" morphologique, avec des variants extrêmes, proches à la fois de *N. pragensis*, de *N. lata* et de *N. multiannulata*. Une telle proximité morphologique ne concerne cependant qu'un nombre réduit d'individus et ne porte que sur un ou deux caractères. L'attribution spécifique de ces individus est faite, dans ce cas, en utilisant des caractères morphologiques complémentaires.

Les limites morphométriques retenues ici (Chap. V) permettent une réelle discrimination, au niveau spécifique, de l'ensemble des spécimens échantillonnés.

## 2. Types de croissance au cours de l'ontogenèse

Dans une coquille à structure accrétaire, comme celle des Dacryoconarides, l'ouverture (bord distal) exprime trois modalités principales de la croissance, soient la translation, l'augmentation et la rotation (Ackerly, 1989). La croissance des Dacryoconarides se traduit principalement par une translation associée à un élargissement de l'ouverture. Cette translation est habituellement linéaire, c'est à dire qu'elle s'effectue selon un taux identique sur toute la périphérie de l'ouverture. Certains Dacryoconarides, cependant, présentent une rotation plus ou moins prononcée de la coquille conduisant à des formes cyrtoconiques et gyroconiques (Alberti, 1993).

Au sein de l'ensemble des *Nowakia* mesurés, 3% des spécimens présentent une légère courbure dans la région apicale. Cette tendance, répartie de façon homogène le long de la coupe de Cerná rokle, ne se limite pas à un groupe précis d'individus, mais s'applique à l'ensemble des six espèces de *Nowakia* répertoriées. L'existence d'une courbure de la coquille chez le genre *Nowakia* a déjà été bien illustrée dans les travaux antérieurs (Boucek, 1964; Lardeux, 1969). Ce type de courbure a également été relevé chez d'autres genres (Boucek, 1964; Lardeux, 1969, Alberti, 1993).

### *Croissance allométrique*

Le taux d'évasement de la coquille, qui est un des paramètres exprimant sa croissance, peut être calculé à partir des largeurs mesurées à intervalles réguliers le long de la coquille ( $l_a$ ,  $l_1$ ,  $l_2$ ,  $l_3$ ,  $l_4$ ...). Des échantillons représentatifs des six espèces de *Nowakia* ont été choisis en fonction de la taille afin de les comparer sur la base de ces largeurs successives (Fig. 115). Une courbe d'interpolation et une droite de régression sont établies pour les données de chaque espèce. Les coefficients de corrélation, calculés pour la courbe d'interpolation, se sont révélés supérieurs à 0,9 pour toutes les espèces, à l'exception de *N. ampla*, pour laquelle la valeur est égale à 0,85. Deux types d'observations peuvent être faits en relation avec les variations des largeurs de la coquille : 1) au niveau de chaque espèce et 2) par comparaison entre les différentes espèces dans un même intervalle de la coquille.

Quatre espèces (*N. kabylica*, *N. pragensis*, *N. acuaria* s.str., *N. multiannulata*) montrent une diminution claire de l'évasement de leur coquille au cours de l'ontogénèse. En ce qui concerne les espèces *N. lata* et *N. ampla*, la variation du taux d'évasement est à peine perceptible, probablement en raison de la taille réduite des spécimens étudiés. Un tel changement implique le passage d'une forme conique dans la région apicale à une forme subcylindrique dans la région distale, en se rapprochant de l'ouverture de la coquille. L'importance de l'angle de croissance, c'est à dire de l'évasement progressif de la coquille, dans le développement ontogénétique des Dacryoconarides, avait déjà été soulignée par Boucek (1964).

Les comparaisons entre les différentes espèces de *Nowakia* indiquent des différences du taux d'évasement au cours de la croissance et ceci, pour des intervalles homologues. *N. kabylica* d'un côté et *N. lata* et *N. ampla* de l'autre occupent les pôles extrêmes de ces variations (Fig. 115). L'angle de croissance chez les espèces analysées est fonction de la pente de la droite de régression (Fig. 115). Cet angle de croissance augmente de *N. kabylica* (pente la plus faible), à *N. ampla* (pente la plus accentuée).

### *Relation entre la largeur de la coquille et le nombre d'anneaux*

Chez les Dacryoconarides pourvus d'ornementation transversale, ainsi que chez les Homocténides et les Tentaculitides, une tendance à l'espacement des anneaux est relevée au cours de la croissance (Boucek, 1964; Lardeux, 1969; Larsson, 1979; Alberti, 1993). Ceci a pu être vérifié chez les six espèces de *Nowakia* répertoriées à Cerná rokle qui, au cours de l'ontogénèse, présentent une diminution du nombre d'anneaux, parallèlement à l'évasement de la coquille (Fig. 116). Cette relation est particulièrement évidente chez *N. pragensis* et *N. ampla*, comme le démontre l'analyse en composantes principales (Fig. 105, 111).

En ce qui concerne la comparaison entre les espèces, on remarque deux tendances différentes dans le nombre d'anneaux présents dans les mêmes intervalles de la coquille. Certaines espèces présentent de rares anneaux dès les premiers stades de croissance, comme *N. pragensis*, *N. ampla* et, en partie, *N. lata* (Fig. 116). Au contraire, *N. kabylica*,

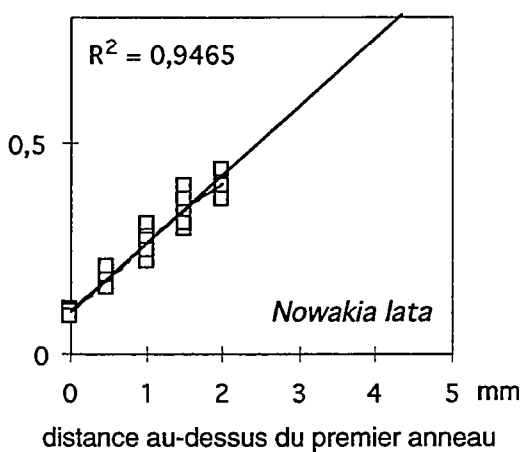
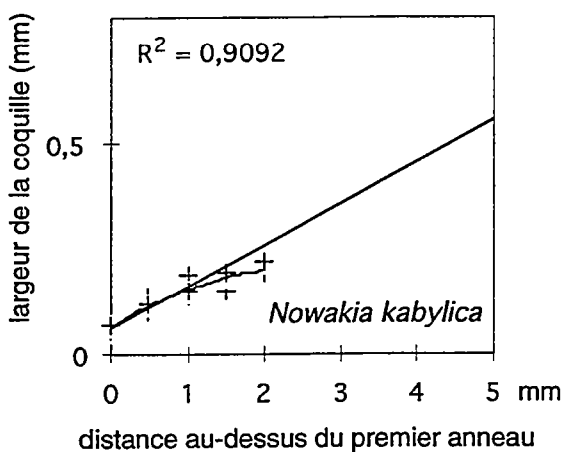
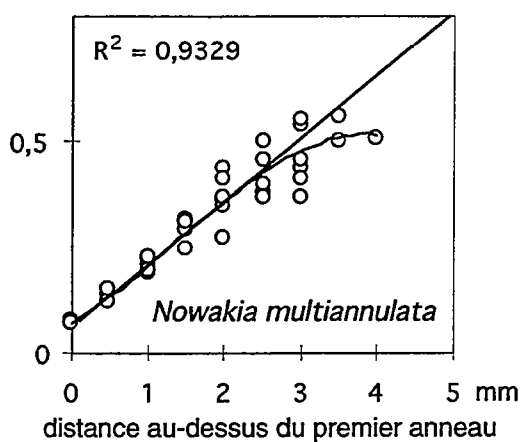
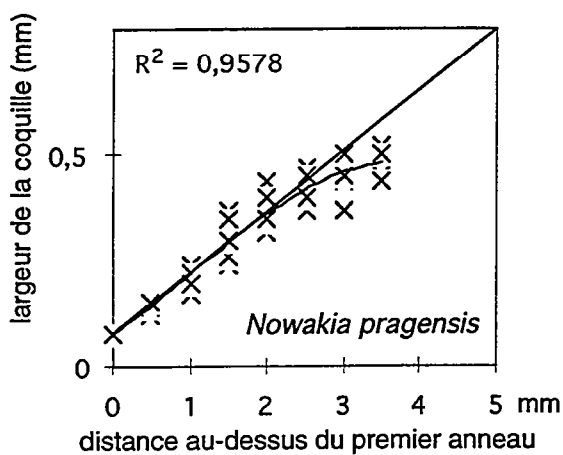
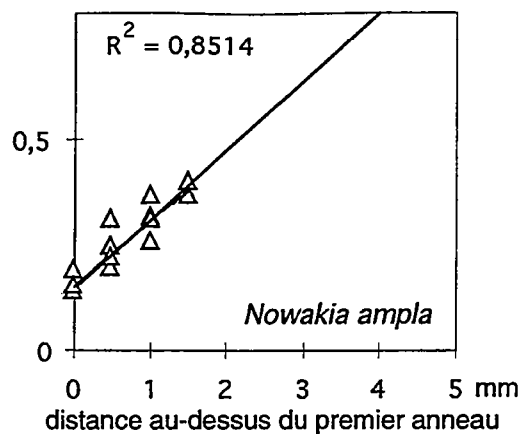
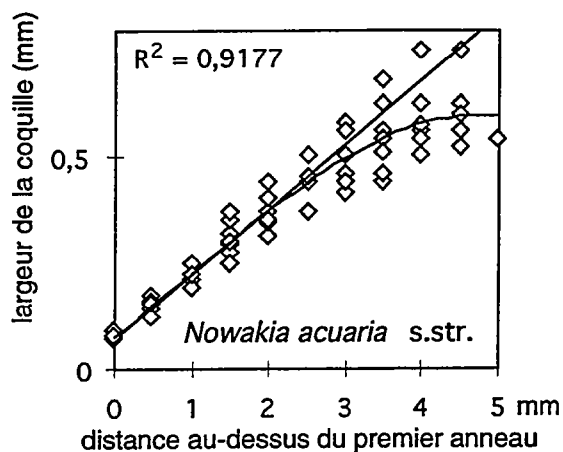


Fig. 115. - Taux d'évasement de la coquille au cours de l'ontogenèse, chez les six espèces de *Nowakia* identifiées. Les largeurs de la coquille ( $l_1, l_2, l_3, l_4...$ ), en ordonnées, sont exprimées en fonction de la distance au-dessus du premier anneau.



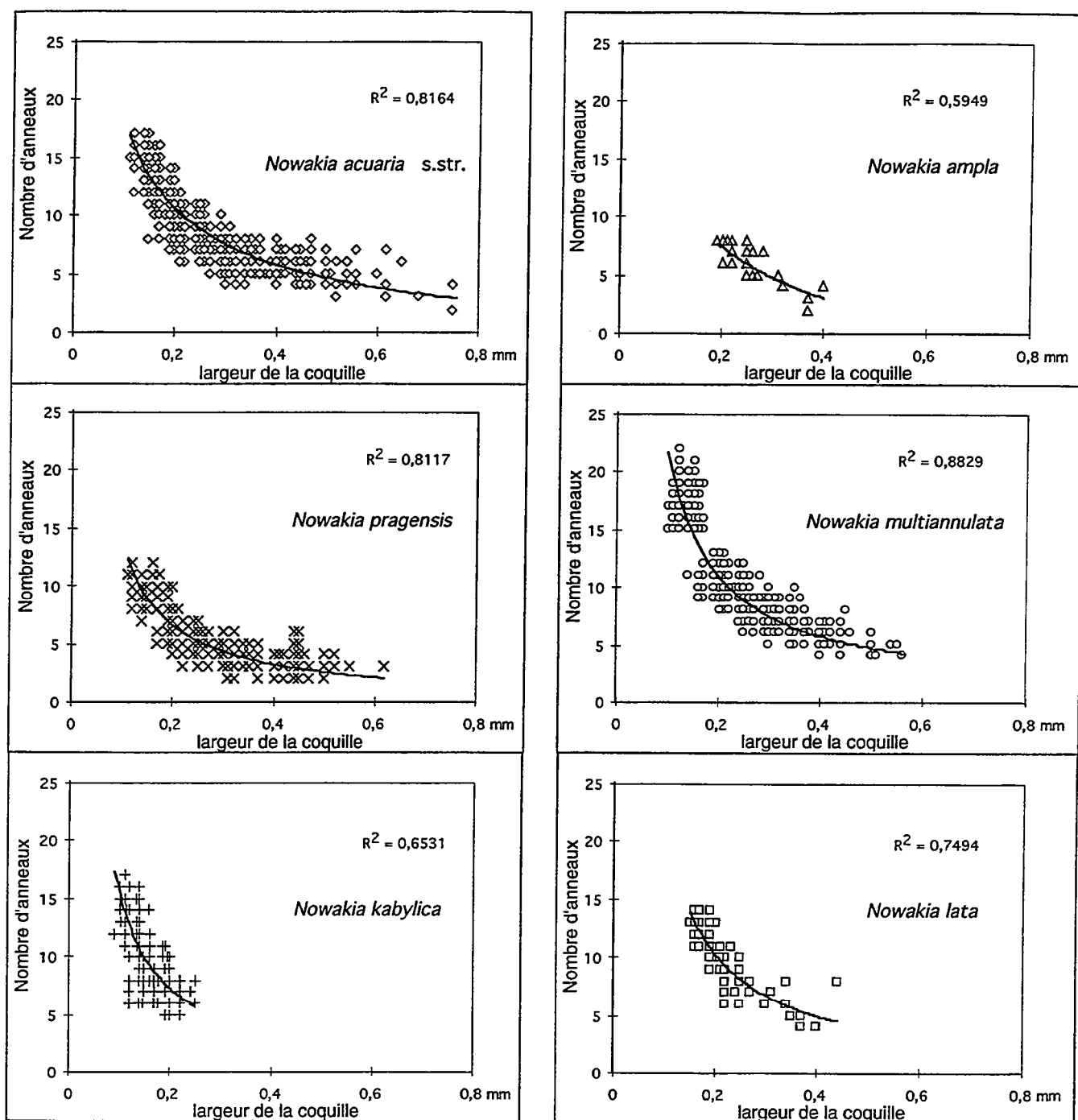


Fig. 116. - Nombre d'anneaux (mesurés tous les 0,5 mm,  $N_1, N_2, N_3, N_4...$ ) en fonction de la largeur de la coquille au niveau considéré ( $l_1, l_2, l_3, l_4...$ ), pour les six espèces de *Nowakia*. Le schéma de mesure est indiqué dans la Fig. 15.

*N. acuaria* s.str. et *N. multiannulata* se caractérisent par un nombre d'anneaux plus important dans les stades juvéniles. Au stade adulte, la coquille de *N. acuaria* s.str. se distingue des autres espèces par des anneaux parfois plus resserrés (Fig. 116). Il s'agit de quelques individus pourvus d'anneaux plus fins et particulièrement rapprochés dans la partie la plus distale de la coquille. Cette particularité peut traduire un processus de sénescence.

### 3. Types de chambre initiale et phylogénèse

Le genre *Nowakia* possède une chambre initiale bien séparée du reste de la coquille. Elle est de forme variable en fonction des espèces. Cette chambre initiale des Dacryconarides diffère nettement de celle des Homocténides (sensu Alberti, 1993). Ces derniers, apparus avant les Dacryconarides, se caractérisent par la présence d'un prolongement apical très long.

Une estimation de la forme de la chambre initiale chez les six espèces de *Nowakia* mesurées est donnée par les valeurs de la longueur  $L_c$  et de la largeur  $l_c$ . Chacune des espèces décrites ici possède une forme de chambre initiale qui lui est propre avec, parfois, une large variabilité intraspécifique. Le degré d'allongement de la chambre initiale a été quantifié en calculant le rapport entre sa longueur  $L_c$  et sa largeur  $l_c$  chez tous les individus de chaque espèce. Les moyennes, ainsi que les valeurs maximales et minimales de ce rapport, présentées dans la partie systématique, sont reportées dans la Fig. 117 en fonction de la répartition verticale de chacune des espèces. Les espèces *N. pragensis* et *N. lata* représentent les deux extrêmes dans le matériel analysé. La chambre initiale de la première est très allongée ( $L_c/l_c = 2,4$ ) et celle de la seconde plus arrondie ( $L_c/l_c = 1,7$ ) (Fig. 117). Chez les autres espèces, le champ de variation du rapport longueur ( $L_c$ ) sur largeur ( $l_c$ ) reste plus limité (Fig. 117). La valeur de ce rapport est assez voisine respectivement chez *N. ampla* et *N. lata* et chez *N. multiannulata* et *N. acuaria* s.str. Une nette distinction existe toutefois entre les dimensions de la chambre initiale chez *N. kabylica* et chez *N. acuaria* s.str.. L'espèce *kabylica* se différencie de toutes les autres espèces de Cerná rokle par sa chambre initiale très petite (en moyenne  $L_c = 0,14$  et  $l_c = 0,07$  mm, avec seulement quelques spécimens où  $l_c$  atteint 0,10 mm). Les valeurs maximales, minimales et moyennes de ce rapport chez ces deux espèces sont remarquablement proches. Ceci suggère une certaine proximité phylogénétique entre *N. kabylica* et *N. acuaria* s.str., du moins en ce qui concerne le premier élément de l'ontogénèse.

D'une façon générale, on note une tendance à une diminution du rapport  $L_c/l_c$  au cours du temps, ce qui traduit des chambres initiales plus sphériques chez les espèces les plus récentes comme *N. ampla* (Fig. 117). Une chambre initiale parfaitement arrondie et dépourvue de pointe avait été aussi remarquée par Boucek (1964, p. 149, p. 151-152) chez les plus jeunes spécimens de *Nowakia acuaria* s.l.

Les affinités décelées entre *N. kabylica* et *N. acuaria* s.str. au niveau de la forme de la chambre initiale sont également confirmées par la persistance d'un court prolongement apical chez ces deux espèces. Cette structure, typique des Homocténides qui sont apparus plus

précocement que les Dacryoconarides, se retrouve également chez *N. pragensis* et chez *N. multiannulata*. A l'inverse, ce caractère n'a plus été observé chez *N. lata* et *N. ampla*.

La présence d'un court prolongement apical chez les premières espèces de *Nowakia* avait été interprété par Boucek (1964) et Lardeux (1969) comme un "vestige" du long tube des *Paranowakia* (Homocténides, sensu Alberti, 1993). Cette "appendice" apical se révèle donc être un caractère plésiomorphe, confirmant les affinités phylogénétiques entre les Homocténides et les premiers *Nowakia* et, d'une façon plus générale, entre les Homocténides et les Dacryoconarides.

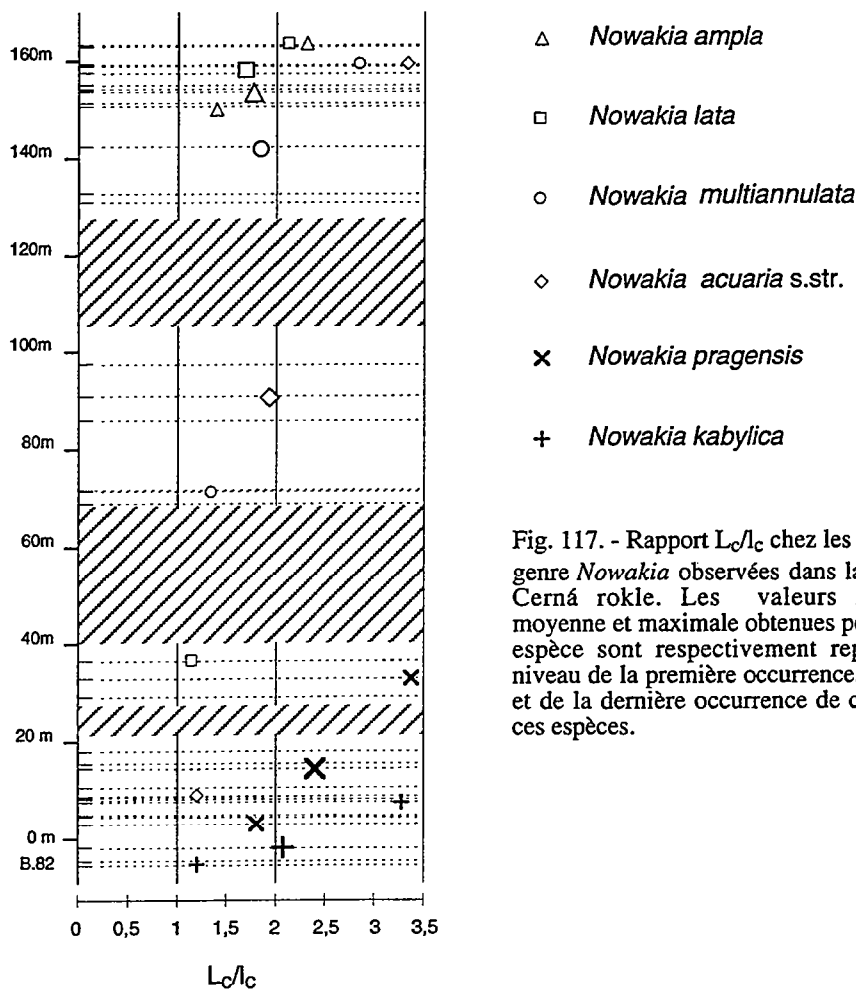


Fig. 117. - Rapport  $L_c/l_c$  chez les espèces du genre *Nowakia* observées dans la coupe de Cerná rokle. Les valeurs minimale, moyenne et maximale obtenues pour chaque espèce sont respectivement reportées au niveau de la première occurrence, du milieu et de la dernière occurrence de chacune de ces espèces.



## **CHAPITRE VIII**

### **DYNAMIQUE DES ESPÈCES ET FACTEURS DU PALÉOENVIRONNEMENT**



## 1. Introduction

Le genre *Nowakia* paraît posséder un potentiel évolutif intrinsèque élevé comme le montre la succession rapprochée des espèces de ce genre au Praguien et à l'Emsien. L'ensemble des données récoltées à Cerná rokle sur la composition et la pérennité des associations des Dacryoconarides au cours du temps apporte quelques éléments de réponse sur les processus de spéciation et sur les modalités de croissance des populations de *Nowakia*. Une distribution spatiale plus ou moins uniforme des populations de *Nowakia* peut être envisagée en raison de leur vaste répartition géographique (voir Chap. VI). Pourtant au sein de cet ensemble, l'individualisation de petits groupes d'individus, se singularisant par des particularités morphologiques, pourrait s'accompagner d'une stabilisation de ces éléments au plan génétique, favorisant ainsi l'émergence de nouvelles espèces. La dispersion de ces nouvelles espèces par migration peut être considérée comme instantanée à l'échelle géologique.

Parmi les principaux facteurs du développement ou de la croissance d'une population regroupant une ou plusieurs espèces il y a la conquête d'un biotope qui peut être soit libre, soit occupé par un groupe moins bien adapté ou en phase d'extinction. Le développement rapide des Dacryoconarides au Praguien et à l'Emsien inférieur pourrait ainsi être relié au déclin des Graptoloidea et peut-être même à l'origine de l'extinction de ce groupe qui, pendant longtemps, avait occupé et contrôlé la niche correspondant aux formes pélagiques planctonivores. Des processus similaires peuvent être envisagés au sein même du groupe des Dacryoconarides entre les différents genres et même entre les espèces. Aucune crise biologique majeure ou extinction en masse ne sont décelées au niveau des associations de Dacryoconarides étudiées à Cerná rokle, pas plus que dans les autres faunes qui les accompagnent (Chlupác, 1983; Chlupác *et al.*, 1985).

Les principaux facteurs contrôlant la distribution des Dacryoconarides étaient vraisemblablement les mêmes que ceux des organismes planctoniques actuels, à savoir température, luminosité, turbidité, oxygénation, disponibilité de nutriments, courants océaniques, présence de prédateurs... Une distribution sélective au sein de la colonne d'eau a d'autre part été envisagée (Zagora, 1984) pour les genres *Nowakia* et *Styliolina*, par analogie avec les observations effectuées sur le groupe actuel des Pteropodes. Selon Zagora, la distribution des genres *Nowakia* et *Styliolina* serait principalement contrôlée par la bathymétrie, avec une diminution de la fréquence des *Nowakia* et un accroissement de celle des *Styliolina* lorsque la profondeur augmente. La présente étude semblerait valider ce modèle. En effet, dans la coupe de Cerná rokle, l'abondance des *Styliolina* diminue là où le nombre de *Nowakia* augmente. De plus, la partie de la coupe la moins riche en *Styliolina* pourrait correspondre à une phase régressive mineure (voir §5).

Afin de tester l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur l'abondance et la diversité des Dacryoconarides dans la coupe de Cerná rokle, la structure et la dynamique des populations ont été analysées. Ces résultats ont ensuite été confrontés aux paramètres

paléoenvironnementaux, notamment aux variations de la composition isotopique (oxygène et carbone) des sédiments carbonatés. Les paragraphes suivants reprennent les résultats d'un article "*Factors controlling the evolutionary dynamics of Pragian Dacryoconarida (Tentaculitoidea): evidence from palaeontological data and  $\delta^{13}C$  of marine carbonates (Lower Devonian, Czech Republic)*", par Silvia Gessa et Christophe Lécuyer, soumis pour publication dans la revue *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

## **2. Dynamique des faunes de Dacryoconarides : abondance, diversité, distribution**

Les données concernant les Dacryoconarides de la coupe de Cerná rokle proviennent des seuls bancs calcaires riches en représentants de ce groupe. En effet, les niveaux calcaires non échantillonnés devraient, sauf erreur d'observation sur le terrain, correspondre à des niveaux pauvres en Dacryoconarides. L'échantillonnage ne fournit pas un inventaire exhaustif de ces faunes sur l'ensemble de la succession puisque, en plus de lacunes d'observations dues aux intervalles recouverts d'éboulis (Fig. 13), aucun échantillonnage n'a été fait dans les niveaux argileux où les Dacryoconarides sont déformés mais très nombreux. Cependant, la maille d'échantillonnage (38 niveaux répartis sur les 170 mètres de la succession praguienne) paraît suffisante pour permettre d'examiner la dynamique des faunes de Dacryoconarides au cours de l'intervalle de temps représenté par la succession de Cerná rokle.

Chaque assemblage de Dacryoconarides recueilli dans les niveaux analysés doit être considéré comme un échantillon "moyen", regroupant plusieurs générations d'individus appartenant à plusieurs espèces. En effet, si l'on tient compte de l'épaisseur du niveau échantillonné (au moins une dizaine de centimètres) et du rythme moyen de sédimentation local (de l'ordre de 1 cm pour 400 ans), ce sont tous les individus qui se sont succédés durant près de 4000 ans qui se trouvent réunis dans un même prélèvement. Dans ces conditions, l'homogénéité des populations de chaque espèce dans un même échantillon et la persistance de cette homogénéité dans plusieurs échantillons superposés, constituent autant d'indices du contrôle génétique de la stabilité morphologique chez chacune de ces espèces.

### *Abondance des Dacryoconarides*

L'abondance des représentants du groupe des Dacryoconarides, dans les niveaux étudiés, varie de quelques spécimens à plus de 200 individus par kilogramme de roche (Fig. 13; Annexe, Tab. 6). Des variations aussi importantes reflètent très vraisemblablement des variations originelles de l'abondance de ces organismes dans le milieu marin.

Dans les trois principales parties étudiées de la coupe (du banc 82 à 18,10 m; de 69 m à 97,65 m; de 131 m à 163,30 m) on observe la même tendance générale avec une abondance qui augmente d'abord de quelques individus jusqu'à 150-200 spécimens par kilogramme de roche et décroît ensuite de manière plus ou moins marquée. A l'échelle de la coupe, la



tendance générale montre des abondances maximales dans l'intervalle compris entre les niveaux à 69 m à 97,65 m.

Les Dacryoconarides recueillis dans les calcaires praguiens de la coupe de Cerná rokle se répartissent dans les trois genres *Nowakia*, *Styliolina* et *Guerichina* (Fig. 118). Un quatrième genre (*Peneauia*), pour sa part, n'est représenté que par un seul individu. La distinction entre les principaux genres représentés est faite aisément à partir de leur ornementation transversale. Le genre *Nowakia* est caractérisé par des anneaux bien définis, alors que *Guerichina* présente un profil ondulé, marqué par des anneaux très fins, et que *Styliolina* a une coquille lisse, sans ornementation transversale. La distinction des différentes espèces du genre *Nowakia* présentes dans la coupe étudiée, à partir de l'analyse statistique de plusieurs caractères morphologiques, a été exposée dans le chapitre V. Bien qu'il n'ait pas fait l'objet d'une étude détaillée le genre *Guerichina* est très vraisemblablement représenté ici par la seule espèce *Guerichina strangulata* BOUCEK et PRANTL, 1961. Enfin, la distinction d'espèces au sein du genre *Styliolina* aurait nécessité une étude longue qui n'entrait pas dans le cadre du présent travail.

#### *Abondance et fréquences relatives au niveau du genre*

Les deux genres *Nowakia* et *Styliolina* existent déjà dans des niveaux plus anciens que ceux de la coupe étudiée où ils sont représentés de la base jusqu'au sommet, mais de manière discontinue. *Nowakia* est le genre le plus abondant avec un maximum dans la partie moyenne de la coupe où son abondance atteint 228 spécimens par kilogramme de roche dans le niveau 71,80 m (Fig. 118-119; Annexe, Tab. 6). *Styliolina* est particulièrement bien représenté dans la partie inférieure de la succession avec un maximum de 60 spécimens par kilogramme de roche dans le niveau 8,80 m. Le genre *Guerichina* apparaît au cours du Praguien; il n'est présent que dans la partie supérieure de la coupe où son abondance augmente jusqu'à atteindre 76 spécimens par kilogramme de roche au niveau 163,30 m, alors que, parallèlement, l'abondance du genre *Nowakia* diminue de manière critique. C'est d'ailleurs dans cette partie sommitale que les variations d'abondance des trois genres sont particulièrement marquées, spécialement sur les trois derniers mètres.

#### *Abondance et fréquences relatives au niveau des espèces de Nowakia*

Le genre *Nowakia* est représenté dans la succession du Praguien de Cerná rokle par six espèces, chacune d'elle ayant une extension verticale bien définie. D'ailleurs, une biozonation locale a été proposée pour cette localité (Chap. VI, §3).

*N. acuaria* s.str. est l'espèce la plus abondante et la plus fréquente bien que son abondance montre verticalement une grande variabilité (Fig. 120; Annexe, Tab. 6). L'abondance maximale de cette espèce se situe dans le niveau 71,80 m, avec 224 spécimens, par kilogramme de roche (Fig. 121c).

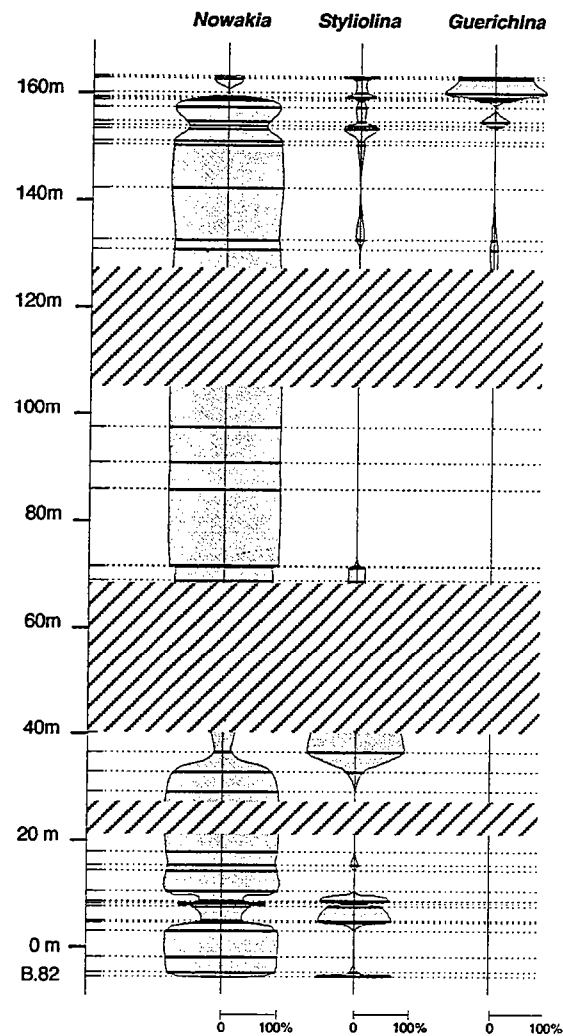


Fig. 118. - Fréquences relatives des trois genres de Dacryoconarides échantillonnés dans les calcaires micritiques de la coupe de Cerná rokle.

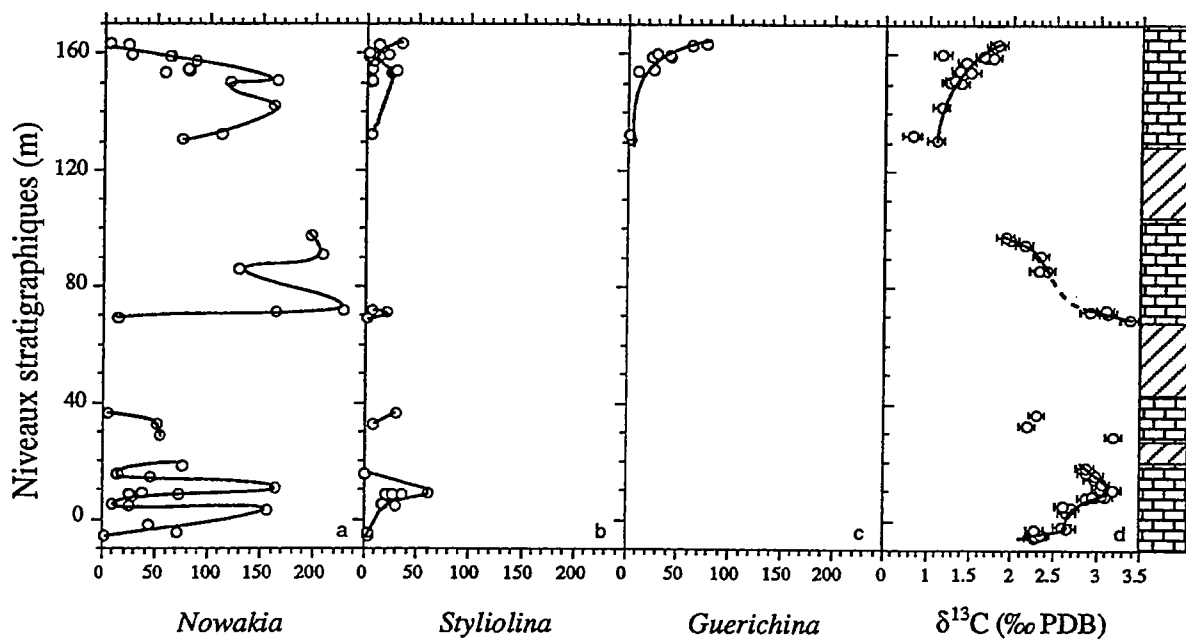


Fig. 119. - Variations de l'abondance des trois genres : a) *Nowakia*, b) *Styliolina*, c) *Guerichina*, selon les niveaux échantillonnés dans les calcaires micritiques de la coupe de Cerná rokle, et d) variations du  $\delta^{13}\text{C}$  enregistré. Les abondances de Dacryoconarides sont exprimées en nombre de spécimens pour mille grammes de roche.

Dans la partie inférieure du Praguien, trois espèces se succèdent : *N. kabylica*, déjà présente dans des niveaux plus anciens, *N. pragensis* et *N. acuaria* s. str. L'abondance maximale des deux premières espèces se situe respectivement dans les niveaux 3 m et 10,70 m (Fig. 121a-b). La diminution et la disparition de *N. kabylica* sont suivies par une augmentation progressive de l'abondance de *N. pragensis* (Fig. 120).

La partie moyenne de la succession est caractérisée par trois espèces : *N. acuaria* s. str., *N. lata* et *N. multiannulata*. Les deux dernières apparaissent, pour la première fois, respectivement aux niveaux 36,80 m et 71,60 m, avec des populations très peu nombreuses (Fig. 122a-b). *N. acuaria* s. str. et *N. lata* montrent une abondance maximale respectivement aux niveaux 71,80 m et 91 m (Fig. 121c, 122a).

L'apparition de *Guerichina strangulata* et de *N. ampla* a lieu dans la partie supérieure de la succession (Fig. 118, 120). où les assemblages de Dacryoconarides montrent le maximum de diversité avec la présence de trois genres et, pour *Nowakia*, de quatre espèces. Jusqu'au niveau 160 m, *N. acuaria* s. str. et *N. multiannulata* dominent; l'abondance maximale de cette dernière espèce se situant dans le niveau 142,30 m (Fig. 120, 122b). Dans les trois derniers mètres, *Guerichina strangulata* et *Styliolina* ssp. montrent leur abondance maximale, alors que le genre *Nowakia* n'est représenté que par de rares spécimens de *N. ampla* et *N. lata* (Fig. 118, 120, 122).

#### *Tendances générales et significations possibles*

A plusieurs niveaux les abondances des espèces de *Nowakia* tombent au dessous de 20 spécimens par kilogramme de roche, sans que l'on observe aucun changement dans la conservation. Parallèlement on note, dans certains de ces niveaux, une forte abondance des représentants de *Guerichina strangulata* et de *Styliolina* ssp. (Fig. 118; Annexe, Tab. 6). Des populations de petite taille correspondent en général à l'apparition et au début de l'existence d'une espèce. A Cerná rokle, on constate pour le genre *Nowakia* qu'une espèce nouvelle apparaît quand la fréquence relative des espèces antérieures décroît. Ceci s'observe lors du relais de *N. kabylica* par *N. pragensis*, de *N. pragensis* par *N. acuaria* s. str., et de *N. multiannulata* par *N. ampla* (Fig. 120). Dans chaque cas, la nouvelle espèce montre des populations très réduites dans les deux premiers niveaux où elle est présente.

Des travaux antérieurs, en particulier sur des Foraminifères planctoniques, ont indiqué l'importance que la taille et la structure des populations ont dans les modalités des extinctions et des spéciations (Stanley *et al.*, 1988; McKinney et Frederick, 1992) : les deux phénomènes semblent être accélérés dans des populations réduites caractérisées par une structure discontinue.

Les variations de la taille des populations de Dacryoconarides suggèrent que différents facteurs ont pu intervenir comme, par exemple : 1) une compétition entre genres et/ou espèces pour les nutriments, 2) des variations dans la distribution verticale des Dacryoconarides dans la colonne d'eau, 3) l'apparition de nouveaux prédateurs pour l'ensemble du groupe.

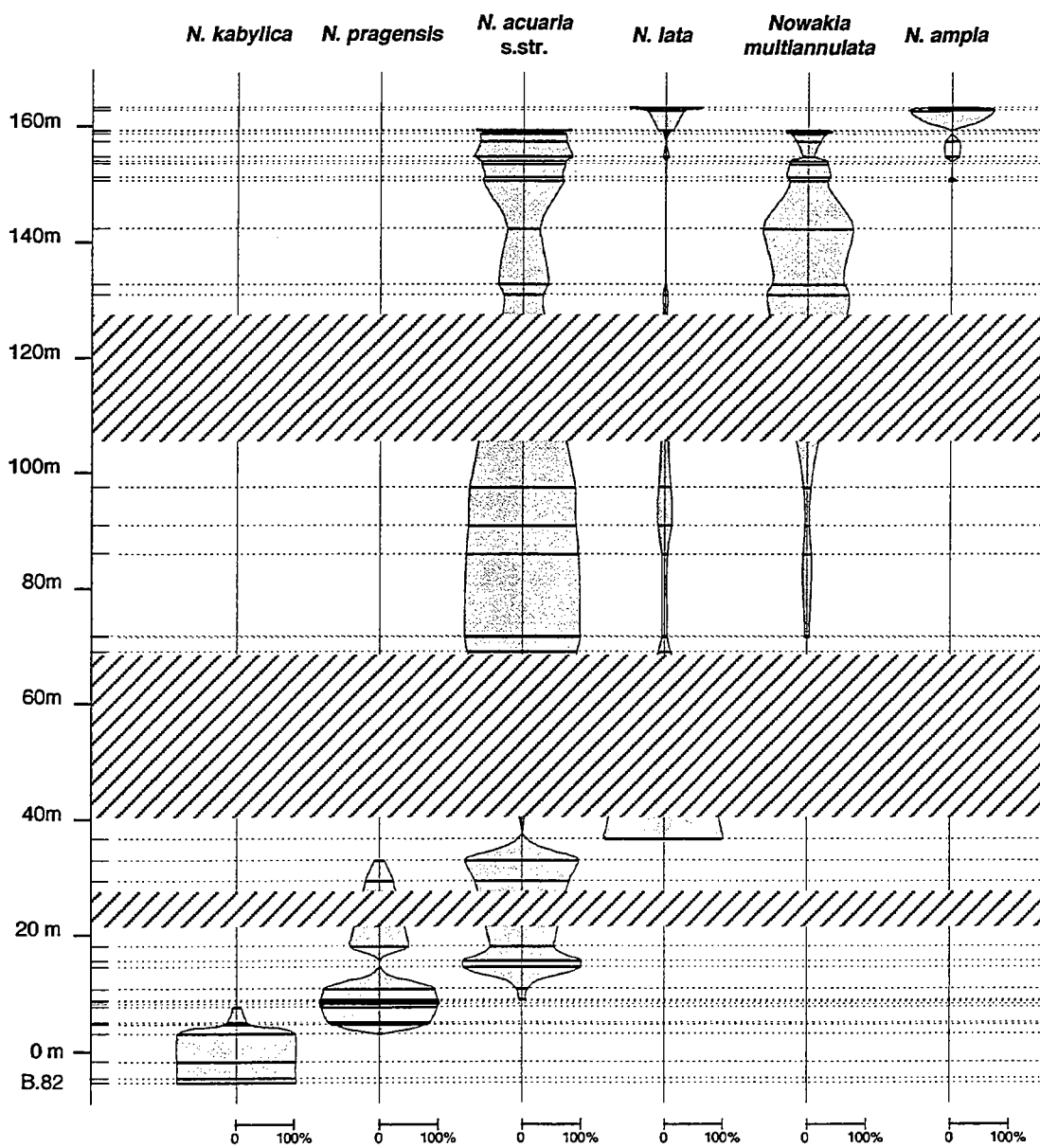


Fig. 120. - Fréquences relatives des six espèces de *Nowakia* échantillonnées dans les calcaires micritiques de la coupe de Cerná rokle.

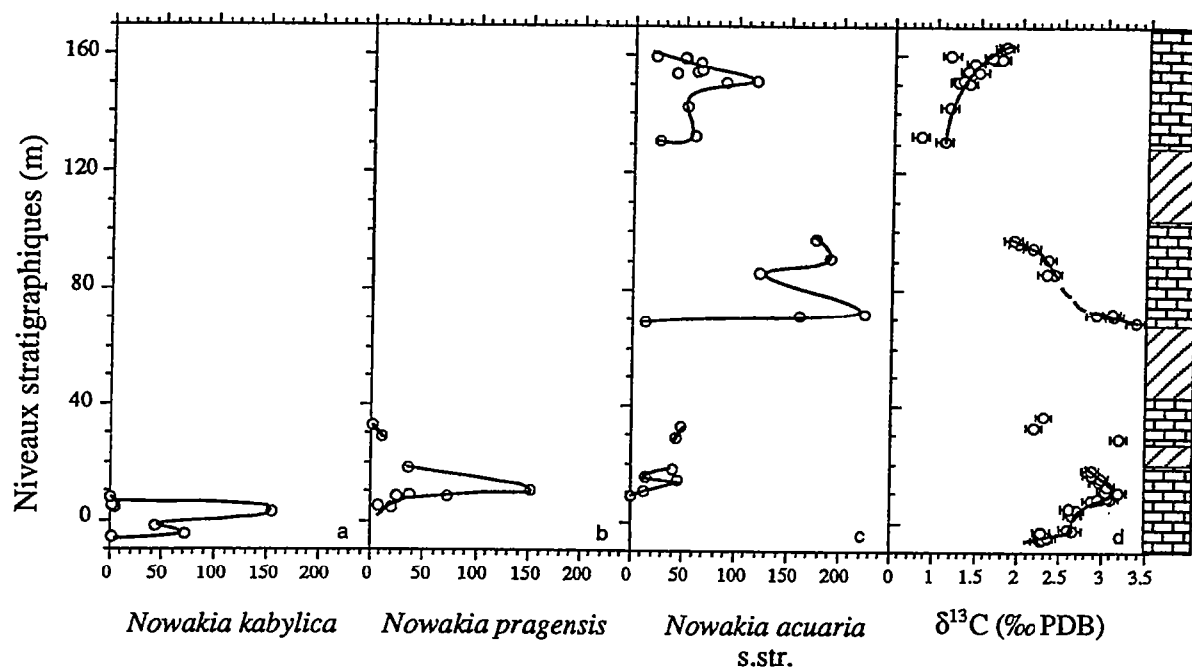


Fig. 121. - Variations de l'abondance de trois espèces : a) *Nowakia kabylica*, b) *Nowakia pragensis*, c) *Nowakia acuaria* s. str., selon les niveaux échantillonnés dans les calcaires micritiques de la coupe de Cerná rokle, et d) variations du  $\delta^{13}\text{C}$  enregistré. Les abondances de Dacryoconarides sont exprimées en nombre de spécimens pour mille grammes de roche.

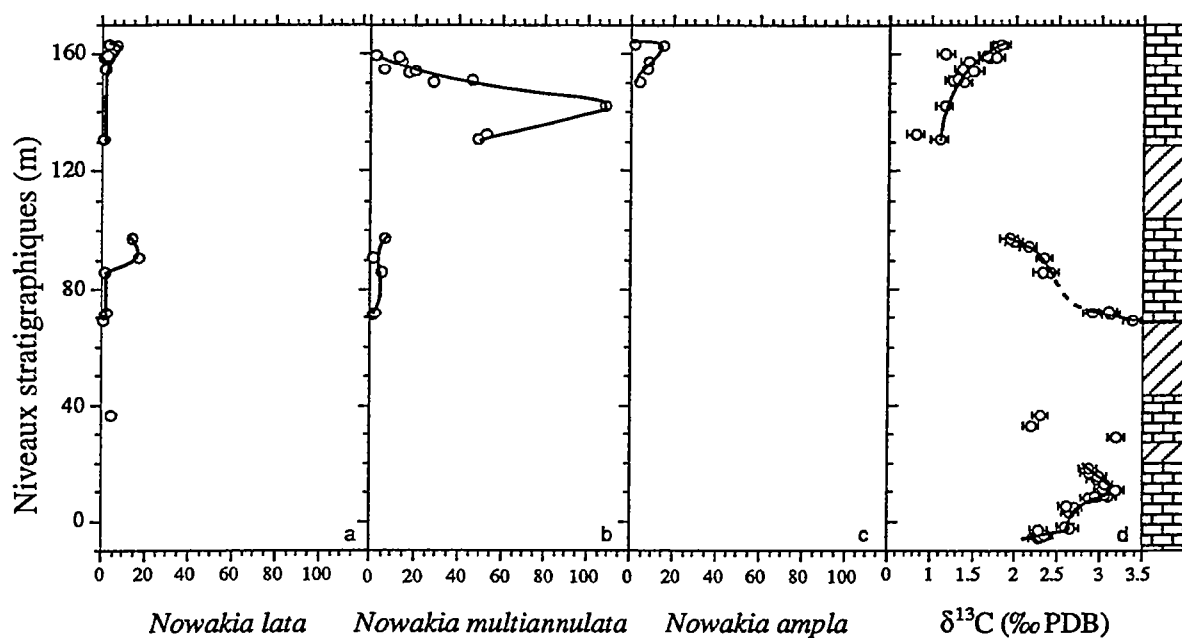


Fig. 122. - Variations de l'abondance de trois espèces : a) *Nowakia lata*, b) *Nowakia multiannulata*, c) *Nowakia ampla*, selon les niveaux échantillonnés dans les calcaires micritiques de la coupe de Cerná rokle, et d) variations du  $\delta^{13}\text{C}$  enregistré. Les abondances de Dacryoconarides sont exprimées en nombre de spécimens pour mille grammes de roche.

L'abondance des nutriments représente peut-être le facteur le plus important ayant influencé la taille des populations. D'autre part, on peut penser que la spéciation chez les Dacryoconarides a été déterminée, soit par des facteurs biotiques correspondant à une dynamique d'évolution intrinsèque, soit par l'influence de variations dans l'environnement. Cette question est discutée dans le paragraphe suivant.

### 3. Facteurs abiotiques

A Cerná rokle, l'analyse des microfaciès a été suivie par une étude des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) dans les carbonates praguens. L'analyse isotopique était menée afin de mettre en évidence d'éventuelles fluctuations environnementales qui n'étaient pas clairement exprimées dans la lithologie.

#### *Microfaciès*

L'étude du microfaciès des calcaires fossilifères n'a mis en évidence aucun changement notable sur l'ensemble de la succession. De la base au sommet, les calcaires micritiques présentent une composition minéralogique homogène sans aucun apport sensible de matériel terrigène. L'analyse palynologique indique l'absence de spores et de débris végétaux dans les calcaires échantillonnés. Au contraire, de nombreux palynomorphes marins et continentaux sont présents dans les niveaux argileux de la partie moyenne de la succession (Fig. 13). Une telle différence peut être liée à une variation du taux de sédimentation dans les deux types lithologiques. Toutefois, à l'échelle de la coupe, une substantielle continuité prévaut avec une sédimentation à caractère cyclique (Chap. II). Ces éléments correspondent bien, d'une part avec la position paléogéographique de la Bohême au Praguien, à la bordure extérieure de la plate-forme nord-gondwanienne et, d'autre part, avec le caractère distal du Calcaire de Dvorce-Prokop dans l'agencement régional des faciès du Praguien (Fig. 5).

#### *Enregistrement isotopique*

Les analyses des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) ont été faites sur un lot de 52 échantillons de carbonates comprenant les 38 niveaux fossilifères et 14 échantillons supplémentaires (Fig. 123; Annexe, Tab. 7). Tous les échantillons traités ont été soigneusement sélectionnés, après examen des fragments de calcaire à la loupe binoculaire, de manière à exclure tous ceux qui présentaient des vacuoles ou des veines millimétriques de calcite secondaire liée à une circulation localisée de fluides après le dépôt des sédiments carbonatés. La maille de l'échantillonnage paraissait assez serrée pour permettre une telle étude ce qu'a d'ailleurs confirmé la mise en évidence de tendances assez bien exprimées pour le  $\delta^{13}\text{C}$ .

D'une manière générale les valeurs du  $\delta^{18}\text{O}$  à Cerná rokle varient entre 25 et 27‰ (SMOW) ce qui les place parmi les valeurs les plus élevées connues dans les carbonates marins dévoniens (Veizer et Hoefs, 1976). Aucune variation bien définie n'apparaît sur

l'ensemble de la coupe et on constate surtout une dispersion erratique des données, à l'échelle du mètre. Théoriquement, la composition isotopique de l'oxygène des carbonates marins peut permettre d'estimer la température des eaux où ils se sont déposés mais il est toujours difficile de savoir si cette composition est réellement originelle ou si elle a été ultérieurement modifiée (Land, 1995). Dans le cas présent, la faible amplitude des variations (2‰) laisse penser que les modifications postérieures au dépôt, au cours de la diagenèse ou plus tardivement encore, ont été relativement limitées. Même dans ce cas, l'estimation des paléotempératures du milieu marin reste difficile dans la mesure où on ne connaît pas précisément la composition isotopique de l'oxygène de l'eau de mer au Dévonien.

L'absence de toute variation nette et significative du  $\delta^{18}\text{O}$  mesuré sur l'ensemble de la succession étudiée pourrait s'expliquer de deux manières différentes :

1) ou bien les valeurs originelles du  $\delta^{18}\text{O}$  ont été totalement perturbées par des processus postérieurs au dépôt, ce qui a pu en quelques sorte "lisser" l'ensemble des valeurs et "effacer" toutes les variations liées à d'éventuelles différences de température du milieu; dans ce cas les valeurs mesurées n'ont plus aucune signification et ne permettent pas de discuter le rôle d'éventuelles variations de température sur la dynamique évolutive des Dacryoconarides.

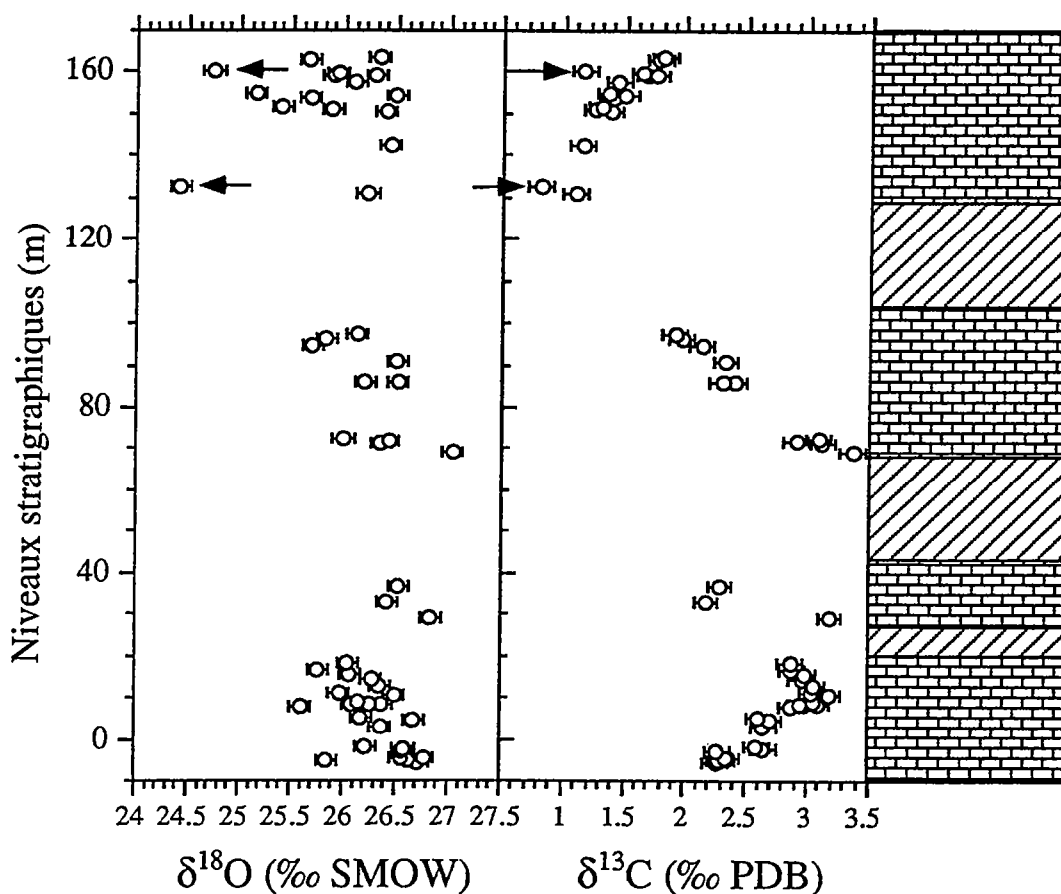


Fig. 123. - Composition des isotopes stables du carbone et de l'oxygène reportée en fonction de la position stratigraphique dans les calcaires micritiques de la coupe de Cerná rokle.

2) ou bien les valeurs mesurées correspondent effectivement à des données réellement originelles ou très peu modifiées ultérieurement; ceci signifierait que la température du milieu marin où se déposaient les calcaires à Dacryoconarides n'a pas ou très peu varié au cours du Praguien et que ce facteur de l'environnement n'a donc pas pu influencer la dynamique évolutive du groupe.

Contrairement aux données concernant le  $\delta^{18}\text{O}$ , les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$ , qui varient entre +1‰ et +3,5‰ (PDB), montrent des tendances bien marquées et régulières à l'échelle de la coupe, sans "bruit de fond"; les seules anomalies concernant deux échantillons (Fig. 123) dont les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  et du  $\delta^{18}\text{O}$  sont anormalement basses. Malgré les lacunes d'échantillonnage, les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  s'organisent en trois ensembles distincts (Fig. 123), avec :

1) dans la partie inférieure de la coupe, du banc 82 au niveau 10,70m, une augmentation progressive de +2,3‰ à +3,2‰, est suivie d'une légère diminution.

2) dans la partie moyenne, entre les niveaux 69m et 97,65m, on note une forte diminution des valeurs depuis +3,4‰ jusqu'à +1,9‰.

3) dans la partie supérieure, les valeurs sont faibles mais montrent une augmentation régulière depuis des valeurs minimales proches de +1‰, au niveau 130m, jusqu'à +1,8‰, au niveau 163 m.

Les compositions isotopiques du carbone sont généralement beaucoup plus résistantes que celles de l'oxygène lors des processus de diagenèse. Ceci tient à plusieurs raisons : 1) les carbonates constituent un réservoir de carbone beaucoup plus important que le carbone contenu dans les fluides aqueux; 2) le carbone provenant de la circulation des fluides provient en général des carbonates voisins et 3) le fractionnement isotopique des différentes espèces de carbone est très peu dépendant de la température.

Au cours de la diagenèse, la valeur du  $\delta^{13}\text{C}$  des carbonates peut être abaissée par l'addition de carbone provenant de la décomposition de matière organique qui se caractérise par des valeurs très négatives du  $\delta^{13}\text{C}$ , de -30‰ à -25‰ (Maynard, 1981). Toutefois, dans le cas de la séquence carbonatée de Cerná rokle, un tel processus est très peu vraisemblable compte-tenu de la faible quantité de matière organique enfouie dans le sédiment. Une étude palynologique (Fig. 13; Annexe, Tab. 6) a, de manière générale, montré que les niveaux carbonatés présentaient des valeurs très faibles du carbone organique total (TOC<1%) avec peu de Chitinozoaires et très peu de matière organique amorphe. On peut noter qu'il n'en est pas de même dans des intercalations argileuses de la partie moyenne de la coupe où les palynomorphes sont abondants.



#### 4. Parallèle entre les variations des faunes et les fluctuations du $\delta^{13}\text{C}$

Les valeurs toujours positives du  $\delta^{13}\text{C}$  dans les carbonates de Cerná rokle suggèrent que l'activité de la biomasse est restée importante durant tout le Praguien. Ceci correspond d'ailleurs bien à la grande abondance des Dacryoconarides et à celle des palynomorphes, en particulier dans la partie moyenne de la coupe (Fig. 13; Annexe, Tab. 6), entre les niveaux 70 m et 100 m. Par ailleurs, les données relatives au  $\delta^{13}\text{C}$  montrent, au cours du Praguien qui s'étend sur plusieurs millions d'années, des fluctuations qui s'ordonnent en tendances régulières et bien marquées (dans les différentes parties de la coupe). Ceci témoigne donc du fait qu'il n'y a pas eu, au cours de l'intervalle considéré, persistance d'un état stable, ni entre les différents réservoirs marins du carbone, ni entre les réservoirs continentaux (terrestres) du carbone organique et inorganique. On peut donc penser que de telles modifications ont pu avoir des conséquences sur la taille de la biomasse et sur la dynamique évolutive des faunes de Dacryoconarides dont on a vu précédemment que, au cours du même intervalle de temps, elles montraient des variations sensibles d'abondance et de fréquence relative, accompagnées d'apparitions et de disparitions d'espèces.

La comparaison des tendances notées pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et pour les faunes de Dacryoconarides (Fig. 119, 121, 122) appelle plusieurs remarques.

1) au niveau des genres (voir Fig. 118, 119 et 123), on constate, dans la partie supérieure de la coupe, que l'abondance du genre *Guerichina* augmente parallèlement aux valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$ . *Styliolina* présente une tendance analogue bien que moins marquée. Dans le même intervalle, le genre *Nowakia* diminue globalement mais il montre, en revanche, des innovations au niveau spécifique.

2) Dans la partie inférieure de la succession, on note à la fois des fluctuations rapides du  $\delta^{13}\text{C}$  et de l'abondance des Dacryoconarides et des Chitinozoaires (Fig. 13, 119 et 121). En outre, dans ce même intervalle, trois espèces de Dacryoconarides se succèdent rapidement avec *Nowakia kabylica* puis les apparitions de *N. pragensis* et de *N. acuaria* s.str. Les variations d'abondance du genre *Nowakia* (Fig. 118) correspondent, pour l'essentiel, aux deux premières espèces. On peut en outre noter que la plus forte abondance de *N. pragensis* coïncide avec une des valeurs les plus élevées du  $\delta^{13}\text{C}$  (+3,2‰ au niveau 10,70m). De manière analogue, la plus grande abondance de *Styliolina* ssp. se situe au niveau 8,80m qui se caractérise également par une valeur très élevée (+3,0‰, du  $\delta^{13}\text{C}$ ), bien qu'un peu inférieure aux précédents (Fig. 119).

3) Malgré l'absence de données entre les niveaux 97,65m et 131m (intervalle couvert d'éboulis), la tendance générale des variations du  $\delta^{13}\text{C}$  suggère un événement de longue durée (environ 3 millions d'années) où le  $\delta^{13}\text{C}$  diminue depuis les valeurs les plus élevées (+3,4‰ au niveau 69 m) jusqu'aux valeurs les plus faibles (+0,8‰ au niveau 132,80m). Cet événement est suivi par une augmentation légère et progressive du  $\delta^{13}\text{C}$  dans la partie sommitale de la coupe (jusqu'à +1,8‰ au niveau 163,50 m). Cette dernière partie correspond

à une période de renouvellements fauniques accélérés avec l'apparition et le développement du genre *Guerichina* (Fig. 119) et de l'espèce *Nowakia ampla* (Fig. 122) et un déclin assez brutal de *N. acuaria* et de *N. multiannulata*.

4) De manière plus générale, l'apparition de nouveaux taxons, comme celle du genre *Guerichina* citée ci-dessus, ou celles des différentes espèces de *Nowakia*, accompagne soit une tendance à l'augmentation du  $\delta^{13}\text{C}$ , soit des valeurs élevées de celui-ci. Dans la partie moyenne de la coupe, l'apparition de *Nowakia multiannulata* et l'abondance maximale de *N. lata* se situent à deux niveaux légèrement différents mais tous deux situés juste après la valeur maximale du  $\delta^{13}\text{C}$  du niveau 69 m (Fig. 122). Le développement ultérieur de ces deux espèces et l'abondance de *N. acuaria* s.str. correspondent à une diminution du  $\delta^{13}\text{C}$ .

Toutes ces remarques, relatives au parallèle qu'on peut observer entre la composition des faunes de Dacryoconarides et les variations des valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$ , suggèrent que des modifications dans le milieu marin ont vraisemblablement exercé des "pressions" plus ou moins fortes sur les faunes et qu'elles ont pu partiellement stimuler des modifications d'abondance et des apparitions d'espèces. Toutefois, si l'on considère globalement l'ensemble des Dacryoconarides, on ne constate aucun changement brutal d'importance majeure pour le groupe. Les espèces *N. acuaria* s.str., *N. lata*, *N. multiannulata*, comme *Styliolina*, survivent à la période où le  $\delta^{13}\text{C}$  est minimum, même si elles montrent des variations marquées d'abondance. Dans la partie supérieure de la coupe, les variations d'abondance des différents Dacryoconarides peuvent aussi avoir une origine biologique. Les tendances observées dans les différents taxons de Dacryoconarides et des variations isotopiques présentent bien certaines relations mais un lien simple et clair entre les deux types de données est impossible à définir.

## 5. Signification des variations du $\delta^{13}\text{C}$

Les variations du  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées dans le Praguien de Cerná rokle peuvent refléter des modifications de l'environnement d'importance et d'origine régionale ou globale. Compte-tenu de la position paléogéographique de la Bohême et du caractère distal des Calcaires de Dvorce-Prokop, il est peu vraisemblable que des facteurs locaux aient pu intervenir de manière prépondérante.

Il paraît difficile d'invoquer, comme cause principale de modification globale du milieu marin, le développement des végétaux sur les terres émergées et ses conséquences sur les processus d'altération continentale. Certes, le Praguien correspond à l'une des premières phases de développement de la biomasse continentale, mais l'essentiel de ce phénomène se produit plus tard, au Dévonien moyen, avec des innovations majeures dans la structure anatomique des plantes continentales. On ne constate d'ailleurs pas, dans la succession du Praguien de Cerná rokle, d'apports importants de spores et de débris végétaux bien qu'on en ait observé dans les intercalations argileuses de la partie moyenne de la coupe (Paris,

communication orale) et, à la partie supérieure du Praguien, dans des faciès analogues à ceux de Cerná rokle, dans la localité de Pozary (Vavrdova, 1989).

A l'échelle d'un bassin, une phase régressive se traduit par une diminution des valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  résultant de l'érosion de niveaux riches en matière organique déposés antérieurement et dont le  $\delta^{13}\text{C}$  est de -25‰. Une phase régressive peut ainsi introduire de grandes quantités de matière organique dans les eaux marines. Des phénomènes d'eutrophisation pourraient se produire avec l'oxydation de la matière organique et la diminution de la quantité d'oxygène dissous, déterminant, à la limite, un événement anoxique ("black-shales"). Durant une phase transgressive, les taux élevés de sédimentation conduisent à un taux élevé d'enfouissement de la matière organique et se traduisent dans les carbonates par une augmentation du  $\delta^{13}\text{C}$ .

Ainsi, la diminution des valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  notée dans la partie moyenne de la coupe de Cerna rokle pourrait correspondre à une phase mineure de régression s'accompagnant d'oxydation de la matière organique. Dans cette partie de la succession le contenu en carbone organique (TOC) est particulièrement bas dans les carbonates même s'il montre des valeurs plus élevées dans les intercalations argileuses. Dans cette partie de la séquence on constate, de manière parallèle, que deux espèces de *Nowakia* présentent leur abondance maximale et précisément dans des niveaux où les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  sont supérieures à 2,3‰ (Fig. 121 et 122). Une telle régression pourrait correspondre à la phase régressive soupçonnée dans le Praguien d'Euramérique entre les zones de *Conodontes* à *sulcatus* et à *kindlei* (Johnson *et al.* 1985). Mais, dans la succession de Cerná rokle, on ne note, dans les niveaux correspondants, aucune donnée sédimentologique témoignant d'un afflux de particules terrigènes ou de recyclage de palynomorphes qui auraient pu témoigner d'une baisse du niveau marin et de ses échos dans le domaine distal de plate-forme externe où se déposaient des calcaires de Cerná rokle.

## 6. Conclusions

Durant tout le Praguien, période considérée sans événements globaux majeurs, on note à Cerná rokle une stabilité assez remarquable des caractéristiques de la sédimentation (pour l'essentiel durant le dépôt du Membre de Dvorce-Prokop). Les quelques variations bathymétriques mineures qui ont pu être enregistrées au niveau des interlits argileux se sont avérées sans conséquences durables sur la dynamique des populations de Dacryoconarides. De même, l'éventuelle phase régressive intra-praguienne, évoquée par certains auteurs, n'affecte guère le groupe. Nous expliquons ceci par le fait que, à Cerná rokle, ces fluctuations bathymétriques s'appliquent à un environnement de plate-forme externe, déjà relativement profond. En conséquence, elles n'induisent pas de changements significatifs de l'écosystème pélagique qui abrite les Dacryoconarides. Ceci exclut un rôle prépondérant des fluctuations bathymétriques dans le développement des populations de Dacryoconarides de Cerná rokle. Elles ne paraissent pas non plus déterminantes dans les processus de spéciation qui ont abouti à l'apparition successive de six espèces de *Nowakia*.

Les variations enregistrées dans l'abondance de ces six espèces relèvent vraisemblablement des paramètres environnementaux habituels qui contrôlent la prolifération des organismes à mode de vie pélagique. Certains, comme la turbidité du milieu, sont assez bien documentés (milieu limpide du fait de la quasi absence d'apports détritiques terrigènes). D'autres, comme la température réelle du milieu marin ambiant, restent difficiles à quantifier, même si la position latitudinale basse de la Bohême au cours du Praguien suggère un climat relativement chaud. La courbe de variation du  $\delta^{18}\text{O}$ , établie pour l'ensemble de la coupe, reflète apparemment des phénomènes diagénétiques et non les caractéristiques physico-chimiques originelles du milieu de vie des Dacryoconarides. Cette courbe n'a donc pas été traduite en terme de paléotempératures. De toute façon, les variations mineures et erratiques des valeurs mesurées ne permettent pas d'appréhender des variations significatives de la température du milieu marin.

La position distale du site de Cerná rokle paraît limiter l'intervention des facteurs locaux sur la concentration de l'eau de mer en  $\delta^{13}\text{C}$ . Le remaniement de carbone organique d'origine terrestre ou marine, par exemple au cours de pulsions transgressions régionales, risque en effet d'être affaibli. Le signal isotopique enregistré dans la coupe traduit donc, pour l'essentiel, des phénomènes d'ampleur globale.

La courbe d'évolution du  $\delta^{13}\text{C}$ , bien que discontinue, présente des variations significatives, organisées en tendances. La comparaison de ces variations et des points principaux de la dynamique évolutive des Dacryoconarides montre qu'il existe un certain parallèle entre l'abondance ou la diversité des espèces, l'apparition de certaines d'entre elles, et des valeurs élevées ou une augmentation du  $\delta^{13}\text{C}$ . Toutefois, ce parallèle ne se marque pas de manière indiscutable et constante. Il ne semble donc pas que la dynamique évolutive des Dacryoconarides ait été influencée de manière prépondérante par les variations du milieu que le  $\delta^{13}\text{C}$  permet de déceler.

Il apparaît donc, en définitive, que le rôle des facteurs extrinsèques, c'est à dire liés aux contraintes paléoenvironnementales, a été assez limité, ou du moins secondaire par rapport aux facteurs intrinsèques relevant directement de processus biologiques. Les contraintes environnementales ne semblent pas avoir joué le rôle de facteur déclenchant qu'on leur attribue parfois vis à vis de la spéciation; tout au plus, dans certains cas, ont-elles favorisé la prolifération temporaire de certaines espèces.

## **CHAPITRE IX**

# **TENDANCES ÉVOLUTIVES ET MODÈLES DE SPÉCIATION**



## 1. Introduction

Chez les organismes du Paléozoïque, la morphologie constitue actuellement l'unique source d'information permettant d'évaluer le degré de ressemblance ou de dissemblance entre des individus. Ce matériel ancien n'offre en effet aucun accès aux données moléculaires. Chacune des six espèces de *Nowakia* observées au cours de ce travail est caractérisée par un ensemble de critères morphométriques qui rendent compte des spécificités de chaque phénotype. La persistance de cette homogénéité intra-spécifique a pu être testée en analysant des populations successives.

Ce type d'identification spécifique, basé sur la morphométrie, exclut les formes intermédiaires puisque, par définition, l'attribution d'un individu à l'une ou l'autre des espèces repose sur un "seuillage" numérique. Il est de ce fait exclu de tenter d'évaluer la durée d'apparition d'une espèce. En effet, dès qu'un individu dépasse le champs des valeurs requises pour un taxon donné, il appartient à une autre espèce.

L'analyse des caractères morphologiques les plus discriminants et, parmi ceux ci, l'identification des caractères ancestraux, permet de proposer une reconstruction phylogénétique des espèces de *Nowakia* au Praguien. Toutefois, les méthodes cladistiques n'ont pas pu être utilisées en raison du nombre réduit de caractères morphologiques disponibles par rapport au nombre d'espèces. En effet, on estime que le nombre des caractères nécessaires à la construction d'un arbre parcimonieux doit être de deux à trois fois supérieur au nombre d'espèces considérées.

Les caractères ancestraux sont appréhendés au travers d'une comparaison entre les caractéristiques des Dacryoconarides, dont *Nowakia* est le premier représentant, et celles des Homocténides (sensu Alberti, 1993), apparus précédemment. L'évaluation de ces caractères, à savoir une chambre initiale allongée, pourvue d'un court appendice et une forte densité des anneaux dans les deux premiers intervalles de mesure, a été volontairement limitée aux premiers stades de l'ontogenèse des *Nowakia*, dans la mesure où les observations ont surtout été concentrées sur la partie proximale de la coquille. Les observations sur l'ensemble des espèces de *Nowakia* indiquent qu'aucune variation n'existe dans la région apicale de la coquille entre individus de taille différente, que l'on peut considérer comme des organismes à des stades différents de développement ou, pour les plus petits, comme les restes d'individus plus grands mais fragmentés (voir Chap. V).

L'agencement des espèces de *Nowakia* tout au long de la coupe de Cerná rokle permet d'évaluer : 1) la continuité et/ou les fluctuations dans la morphologie des populations successives d'une espèce, 2) les modalités d'apparition d'une nouvelle espèce avec les éventuelles conséquences sur la, ou les espèces préexistantes (Fig. 120).

## 2. Durée des espèces

La durée de chacune des espèces de *Nowakia* du Praguien de Bohême a été évaluée afin de préciser les modalités et le rythme de l'évolution au sein du genre. La durée de chaque espèce ( $D_{\text{esp}}$ ), c'est à dire l'intervalle de temps correspondant à sa biozone d'extension totale dans la coupe de Cerná rokle (Fig. 124), est évaluée à partir des données stratigraphiques et en supposant un taux de sédimentation constant (Chap. VI). Les éléments pris en compte sont la durée totale généralement retenue pour l'étage ( $D_t$ ), soit environ 6 millions d'années dans le cas du Praguien, la puissance totale ( $P$ ) de l'étage, soit 170 m pour la séquence praguienne de Cerná rokle et l'épaisseur ( $B_{\text{ex}}$ ) de la biozone d'extension totale du taxon concerné. La durée de chaque espèce ( $D_{\text{esp}}$ ) est donc estimée par l'expression suivante  $(B_{\text{ex}} \times D_t)/(P)$ .

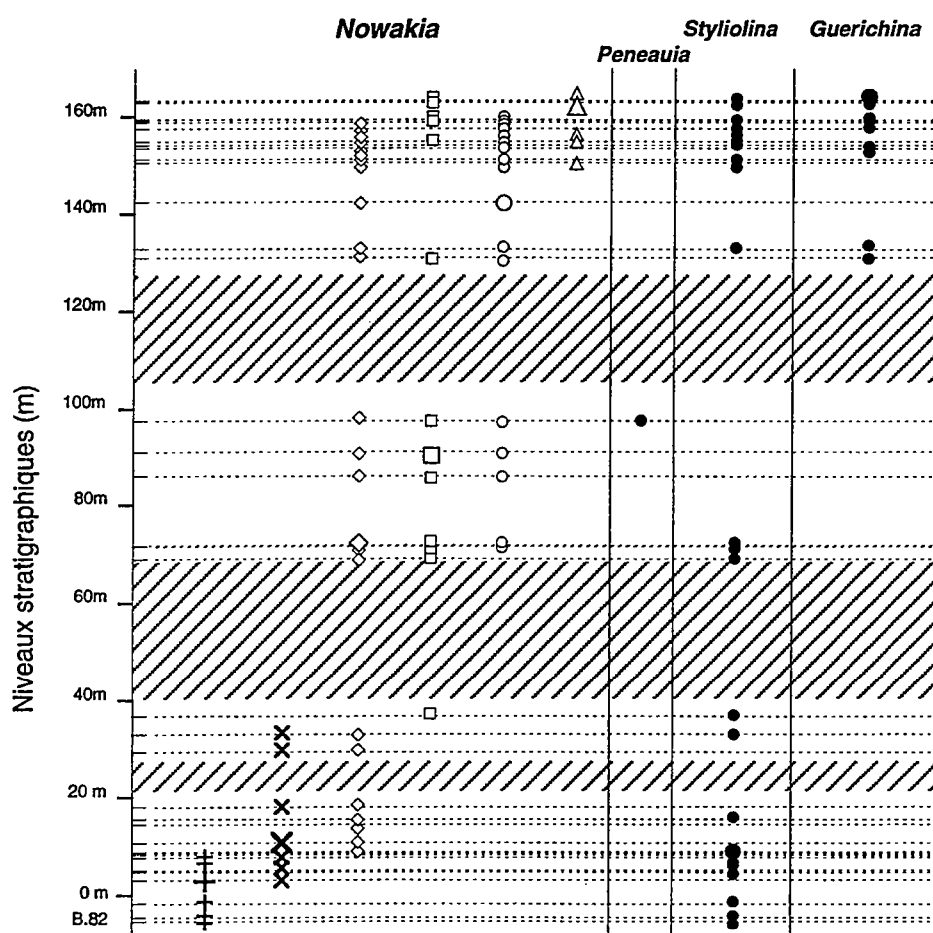


Fig. 124. - Distribution stratigraphique des genres et espèces de Dacryoconarides à Cerná rokle. Les espèces de *Nowakia* (*N. kabylica*, *N. pragensis*, *N. acuaria* s. str., *N. lata*, *N. multiannulata*, *N. ampla*) sont représentées par les mêmes symboles que les figures précédentes. L'abondance maximale est indiquée par un symbole plus gros.



Des six espèces de *Nowakia* identifiées dans la coupe de Cerná rokle, seule *N. pragensis* aurait une extension réellement contrôlée, correspondant à sa véritable longévité, puisque cette espèce apparaît et s'éteint au sein même de la coupe. En revanche, la biozone d'extension totale de *N. kabylica* débute dans le Lochkovien, avant les premiers échantillons analysés ici. Les quatre autres espèces, notamment *N. lata* et *N. ampla*, pourraient se poursuivre au delà du sommet de la coupe et atteindre l'Emsien. L'espèce qui présente la plus longue durée prouvée est *N. acuaria* s.str. (5,7 m.a.) suivie par *N. lata* (4,8 m.a.) et *N. multiannulata* (3,3 m.a.). Des durées plus faibles sont probables pour *N. pragensis* (1,1 m.a.), *N. kabylica* (0,5 m.a.) et *N. ampla* (0,47 m.a.), même si les valeurs indiquées ne constituent bien sûr que des estimations.

### 3. Tendances évolutives

En comparant la variabilité morphologique entre les populations successives d'une espèce, au cours du temps, on peut mettre en évidence soit une stabilité (stase), soit une dérive morphologique (tendance progressive ou régressive). Deux paramètres morphométriques ( $l_c$ ,  $N_1$ ), exprimés par leurs valeurs moyennes et leurs écart-type, ont été choisis pour caractériser les populations de chaque espèce au cours du temps (Fig. 125-126). Une figure récapitulative des caractères morphométriques les plus discriminants permet, d'autre part, de comparer les six espèces (Fig. 127).

Les diagrammes reproduits dans les figures 125 à 127 montrent que les variations entre les valeurs moyennes des populations d'une espèce sont en général réduites. Les fluctuations par niveau, exprimées par l'écart-type des caractères morphométriques  $l_c$  et  $N_1$ , indiquent la dispersion des données autour de la moyenne, calculée pour les populations successives d'une espèce. L'ordre de variation des caractères morphométriques considérés montre qu'une certaine continuité morphologique prévaut au cours du temps chez les espèces de *Nowakia*. Toutefois, une légère tendance progressive du caractère  $l_c$  se dessine au cours du développement de *N. kabylica* (Fig. 125). Une telle augmentation de la largeur de la chambre initiale (tendance progressive) a une signification limitée car elle ne concerne que de rares individus ( $n = 3$ ). De plus, le champ de fluctuation de ces valeurs moyennes reste peu significatif, de l'ordre de 0,01 mm, pour une erreur de mesure estimée à 0,005 mm. De façon analogue, *N. ampla* présente, au cours du temps, une augmentation de  $l_c$ , mais l'intervalle de présence de cette espèce est trop court pour bien estimer la valeur précise de cette direction (Fig. 125). En ce qui concerne le nombre d'anneaux  $N_1$ , *N. acuaria* s.str. et *N. multiannulata* montrent, à l'échelle de la coupe, une légère augmentation de leur nombre, alors que *N. lata* et *N. ampla* présentent une tendance contraire (Fig. 126).

Dans la Fig. 127 les principaux caractères discriminants des populations des six espèces sont résumés. L'examen de la succession des populations de chaque espèce, niveau par niveau, montre, d'une façon générale, une stabilité morphologique immédiatement après l'apparition du taxon. La durée de cette stase varie en fonction de la longévité estimée pour chaque espèce. Elle atteint une valeur maximale de plus de 5 millions d'années pour *N. acuaria* s.str.

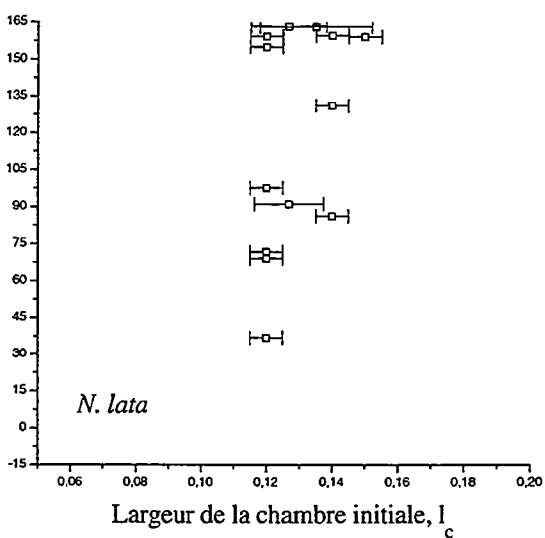
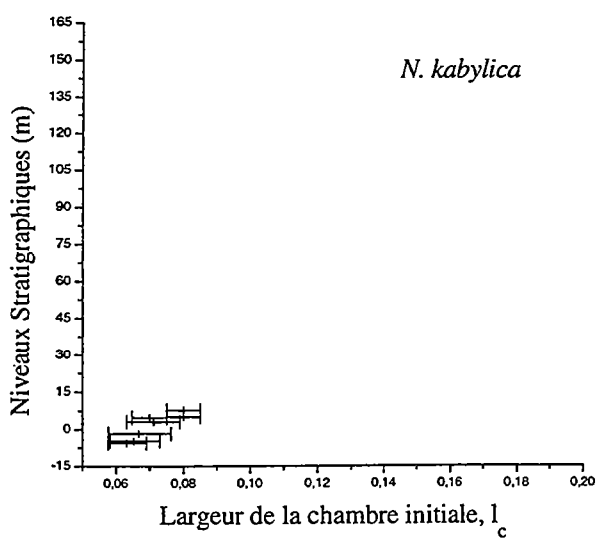
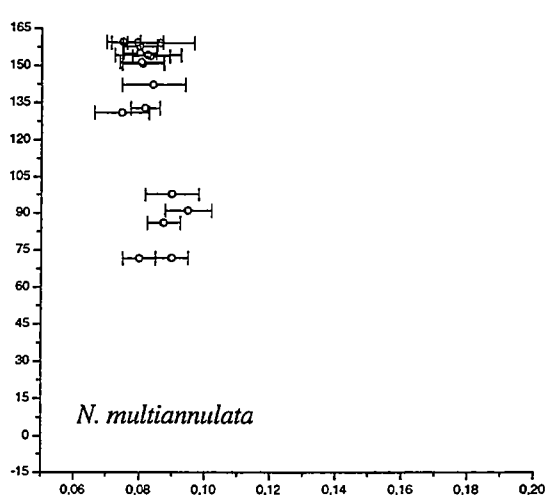
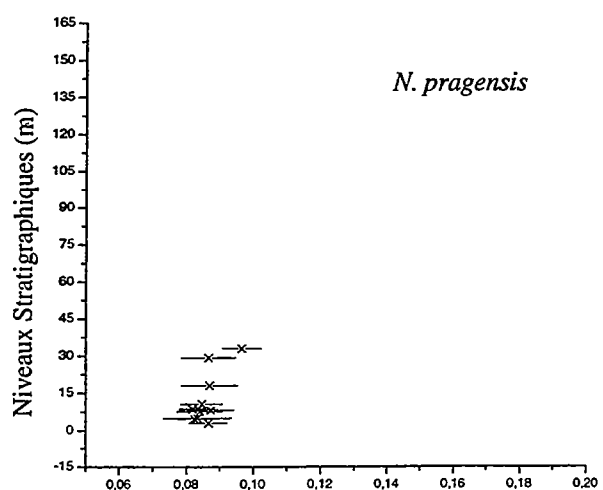
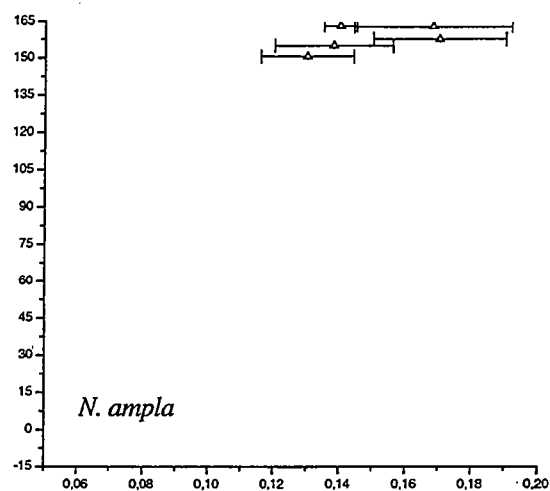
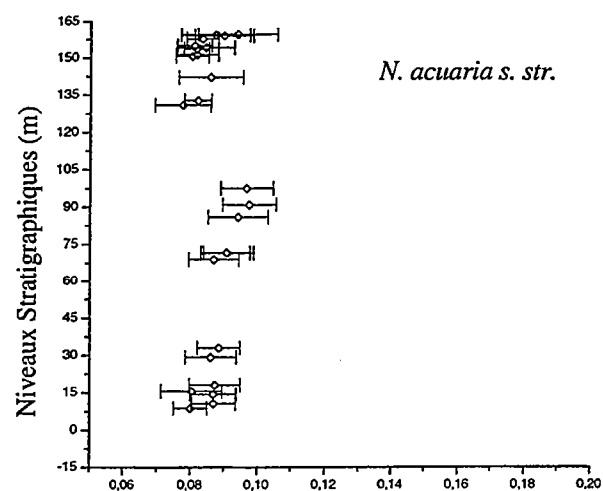


Fig. 125. - Variations des valeurs moyennes et des écarts-types de la largeur de la chambre initiale ( $l_c$  en mmm), pour chacune des espèces identifiées dans les différents niveaux stratigraphiques de la coupe de Cerná rokle.

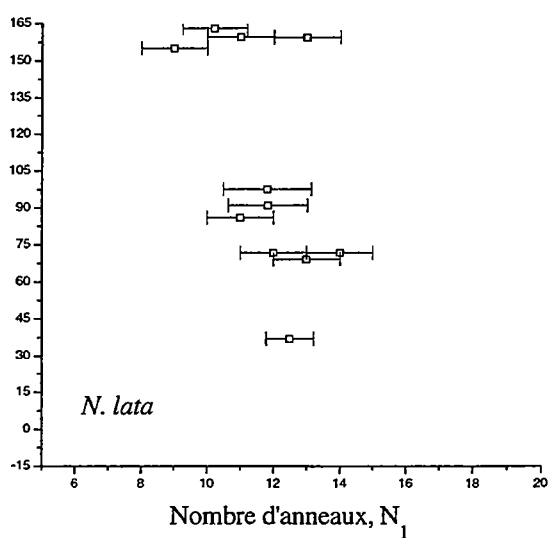
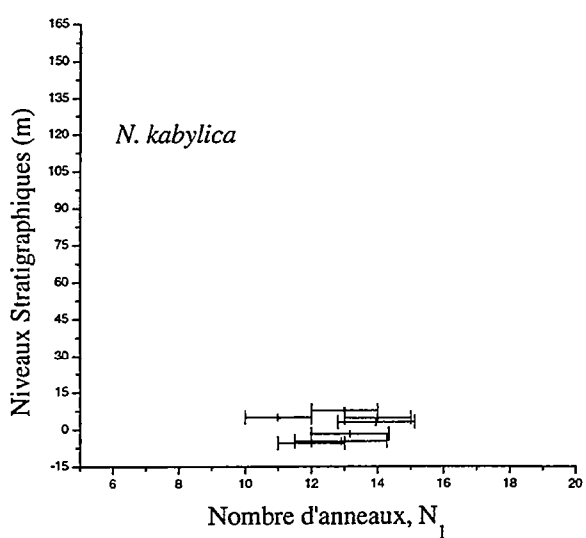
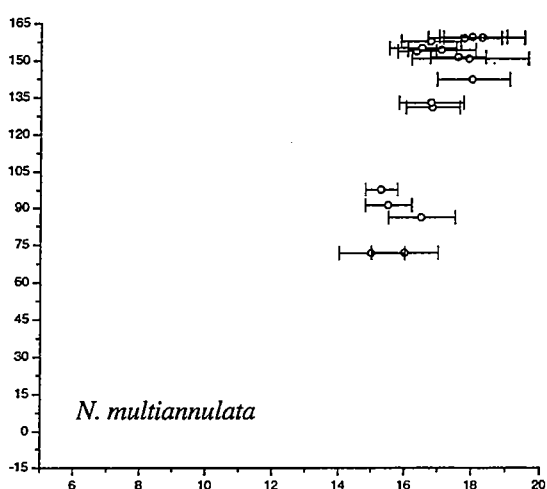
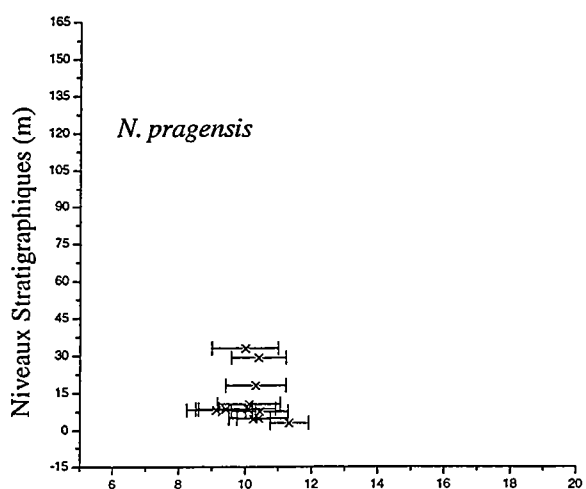
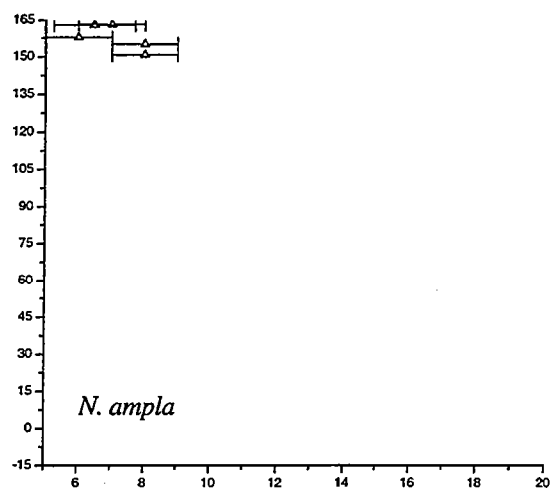
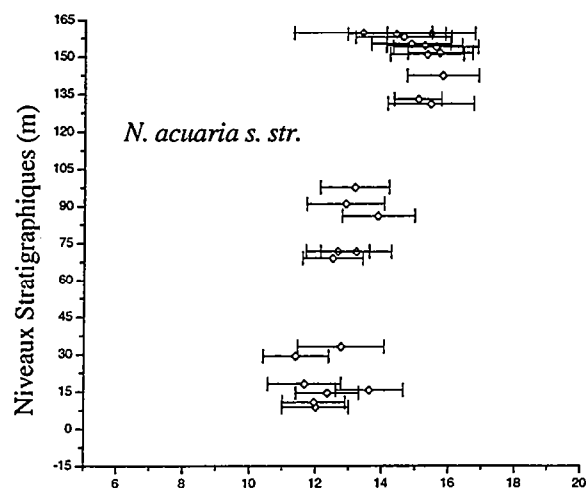


Fig. 126. - Variations des valeurs moyennes et des écarts-types du nombre d'anneaux dans le premier intervalle de mesure ( $N_1$ ), pour chacune des espèces identifiées dans les différents niveaux stratigraphiques de la coupe de Cerná rokle.

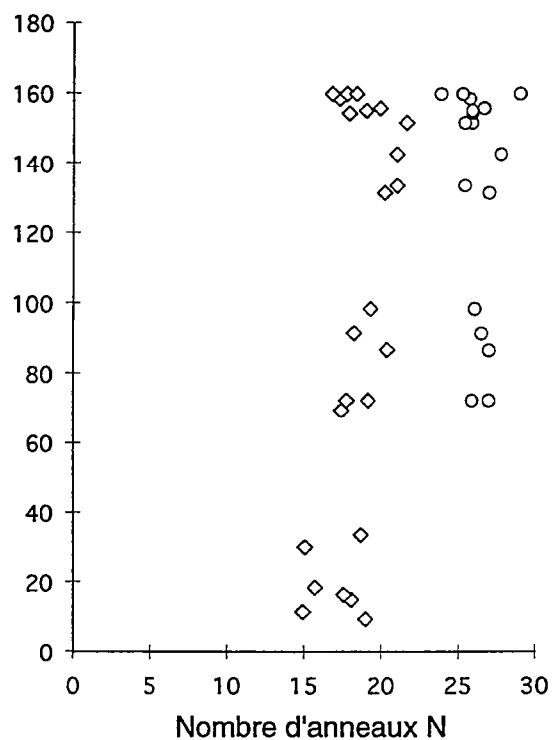
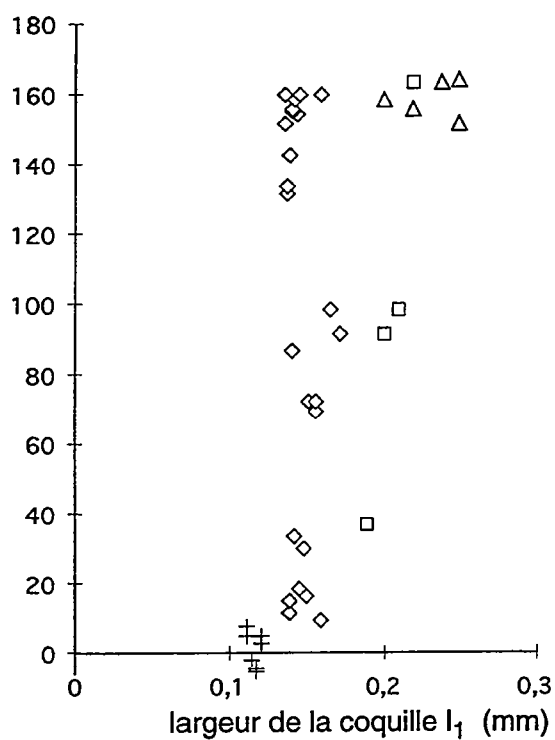
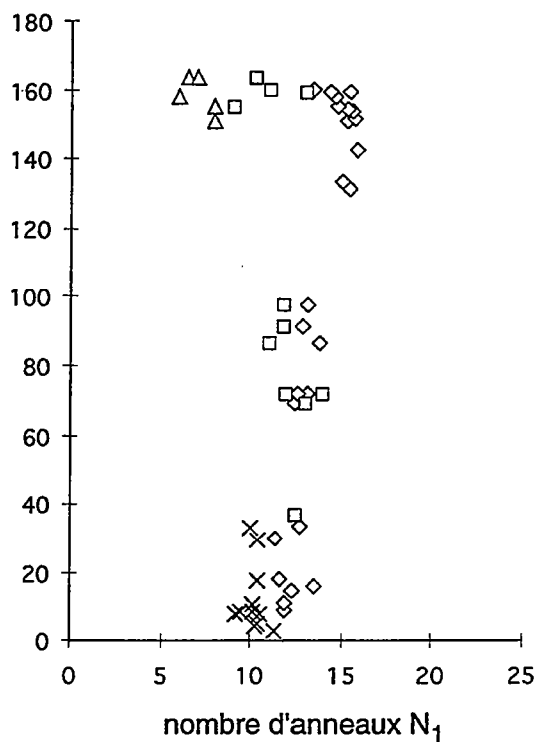
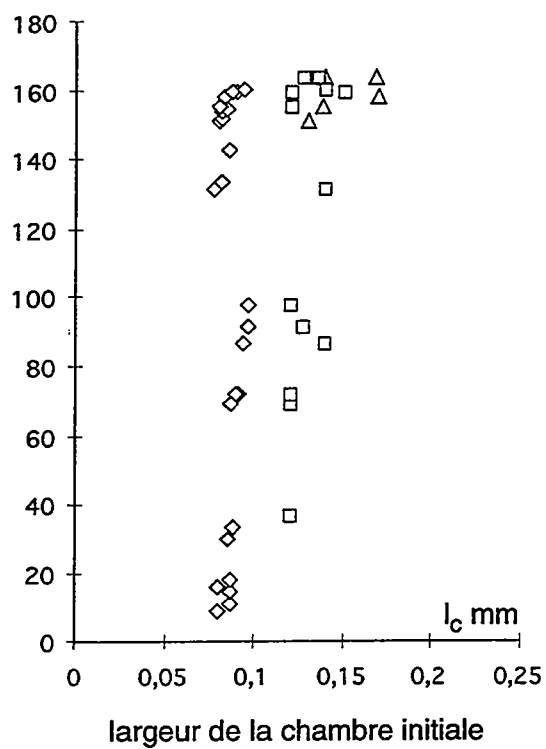


Fig. 127.- Comparaison des caractères morphométriques les plus discriminants entre les espèces de *Nowakia* du Praguien :  
 + *N. kabylica*, x *N. pragensis*,  $\diamond$  *N. acuaria* s.str.,  $\square$  *N. lata*,  $\circ$  *N. multiannulata*,  $\Delta$  *N. ampla*.

Dans la phylogénèse de *Nowakia*, une tendance progressive est nettement relevée pour les caractères de  $l_c$  et  $l_1$  des espèces *N. lata* et *N. ampla* par rapport à ceux de *N. kabylica*. Toutefois, ce deux mêmes espèces présentent une tendance régressive pour le caractère  $N_1$  (Fig. 127).

#### 4. Synthèse des résultats

Dans la lignée phylogénétique des *Nowakia* du Praguien, différentes tendances sont illustrées par des espèces qui coexistent ou se succèdent au cours du temps. La distinction entre les espèces correspond à un ensemble de combinaisons morphométriques, difficiles à représenter graphiquement de manière concise. Afin de schématiser la stabilité morphologique et la composition des assemblages au cours du temps, des diagrammes de distribution des fréquences des valeurs prises par les caractères les plus discriminants pour toutes les espèces ont été réalisés en associant les assemblages des niveaux stratigraphiques les plus proches (Fig. 128-129). Les caractères morphologiques choisis comme les plus discriminants sont la largeur maximale de la chambre initiale ( $l_c$ ) et le nombre d'anneaux dans le premier intervalle de la coquille ( $N_1$ ). Toutefois, certaines autres caractéristiques morphologiques des espèces seront également prise en compte dans les considérations qui vont suivre.

A l'échelle de la séquence analysée, la première et la dernière des espèces répertoriées, respectivement *N. kabylica* et *N. ampla*, représentent deux morphologies totalement opposées pour les caractères suivants : chambre initiale, évasement de la coquille et nombre d'anneaux. En considérant seulement ces deux espèces dans la phylogénèse des *Nowakia* du Praguien, on constate les modifications morphologiques suivantes : une augmentation de la taille de la chambre initiale qui devient également plus globuleuse, la disparition du prolongement apical, un net élargissement de la coquille et une réduction du nombre d'anneaux dès les premiers stades ontogéniques (Fig. 130). Un tel changement intervient dans un intervalle de temps estimé à environ 6 millions d'années.

A une échelle de temps plus réduite, de l'ordre de 0,1 et 0,2 millions d'années, plusieurs tendances se manifestent (Fig. 128-130). L'élargissement général de la coquille et la réduction du nombre d'anneaux entre les deux espèces extrêmes de la lignée des *Nowakia* du Praguien, n'est donc pas linéaire au cours du temps. En effet, quatre autres espèces, chacune représentative d'un type morphologique précis, apparaissent entre *N. kabylica* et *N. ampla*.

Les espèces *N. pragensis* et *N. lata*, caractérisées par une réduction du nombre d'anneaux dès les premiers stades ontogéniques (Fig. 128-130), participent à la tendance générale *N. kabylica*-*N. ampla*. Cependant, seule *N. lata* présente une chambre initiale de forme arrondie, associée à une augmentation de la largeur maximale  $l_c$ , à la disparition de la pointe apicale et à un évasement important de la coquille. La morphologie de *N. lata* évoque celle de la dernière espèce apparue dans la coupe, c'est à dire *N. ampla*. Il faut remarquer que de rares individus de *N. pragensis* se caractérisent par une valeur plus importante de la largeur maximale  $l_c$ , dans ses ultimes occurrences (Fig. 128).

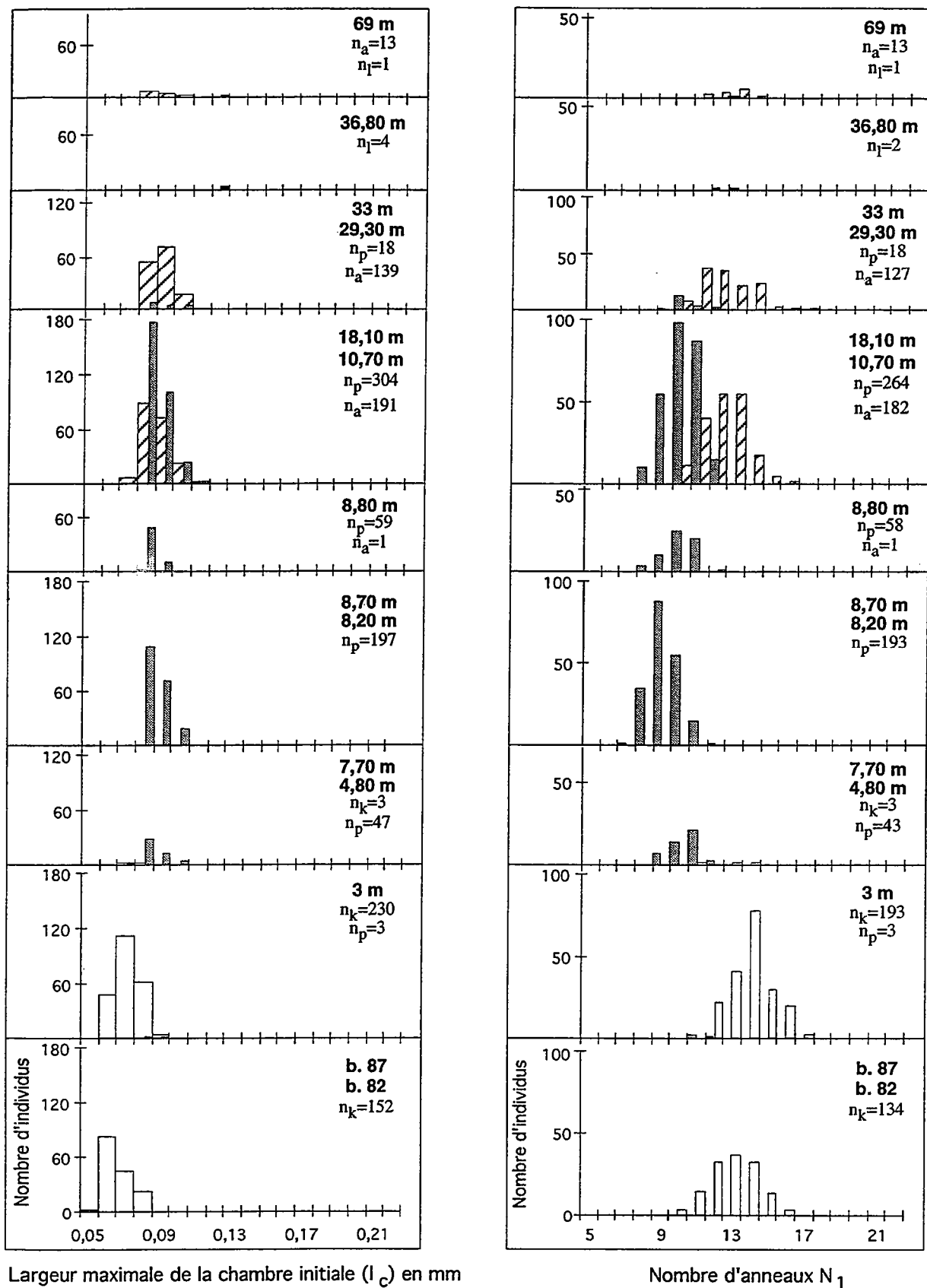
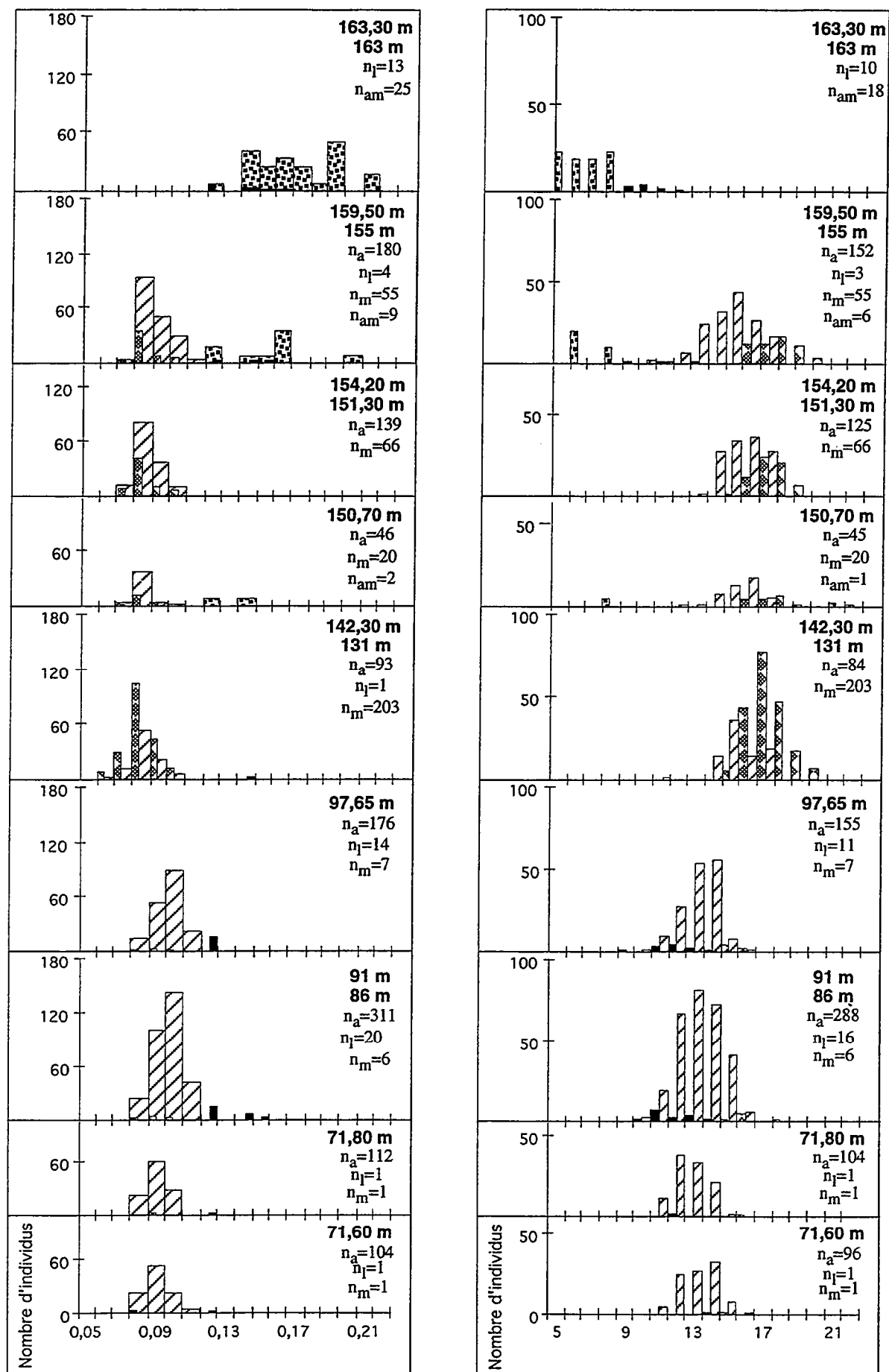


Fig. 128. - Histogrammes indiquant la distribution des fréquences pour les caractères morphométriques de  $l_c$  et  $N_1$  mesurés pour les différentes espèces de *Nowakia*.



Largeur maximale de la chambre initiale ( $l_c$ ) en mm

Nombre d'anneaux  $N_1$

Fig. 129. - Histogrammes indiquant la distribution des fréquences des caractères morphométriques  $l_c$  et  $N_1$  mesurés pour les différentes espèces de *Nowakia*.

$\text{Nowakia acuaria s.str.}$

$\text{Nowakia lata}$

$\text{Nowakia multiannulata}$

$\text{Nowakia ampla}$

Avec sa chambre initiale petite et allongée, la présence d'une pointe apicale, sa coquille en forme de cône étroit et ses nombreux anneaux dès les premiers stades ontogéniques ( $N_1$ ), *N. multiannulata* montre une morphologie totalement opposée à celle de *N. ampla* (Fig. 129). L'ensemble de ces caractères est plutôt représentatif d'une typologie ancestrale des *Nowakia*, telle qu'on la connaît chez les rares espèces du Lochkovien (Lukes, 1985), et chez les Homocténides (sensu Alberti, 1993), un groupe qui est apparu avant celui des Dacryoconarides.

Entre ces deux tendances morphologiques extrêmes, *N. kabylica* d'un côté et *N. ampla* de l'autre, *N. acuaria* s.str., la plus abondante et la plus durable des espèces du Praguien (Fig. 124), apparaît comme une forme intermédiaire, pourvue d'une plus grande plasticité morphologique. Au cours du temps, l'intervalle de variation des caractères  $l_c$  et  $N_1$  pour *N. acuaria* s.str. montre des valeurs maximales et minimales, qui se rapprochent respectivement de celles de *N. lata*, de *N. ampla* et de *N. multiannulata* (Fig. 125-130).

Avant l'apparition de *N. lata*, quelques spécimens de *N. acuaria* s.str. se caractérisent, soit par une plus grande largeur de la chambre initiale, soit par un nombre d'anneaux plus réduit, ou encore par un évasement plus important de la coquille. La présence concomitante de deux de ces modalités est limitée, encore une fois, à un petit nombre d'individus. La même tendance morphologique est présentée par quelques spécimens provenant de la partie centrale et supérieure de la coupe. Toutefois, les valeurs atteintes par ces individus ne sont jamais égales à celles de *N. lata* et *N. ampla* et, de plus, leur attribution à *N. acuaria* s.str. est faite sur la base de caractères complémentaires. De la même façon, avant l'apparition de *N. multiannulata*, de rares spécimens de *N. acuaria* s.str. présentent un nombre d'anneaux plus élevé que la moyenne (Fig. 126), mais ils n'atteignent pas les valeurs retenues ici comme étant caractéristiques de la nouvelle espèce. Les apparitions de *N. lata*, de *N. multiannulata* et de *N. ampla* surviennent dans un intervalle de temps évalué entre 0,10 et 0,20 millions d'années. Chaque apparition se marque par des populations réduites qui se développent ensuite très rapidement (Fig. 120).

L'ensemble de ces observations permet d'envisager pour *N. acuaria* s.str. une séquence de populations interfécondes, potentiellement capables de donner des nouvelles espèces par isolement reproductif. Les trois dernières espèces à paraître dans la succession praguienne à Cerná rokle, *N. lata*, *N. multiannulata*, *N. ampla*, sont vraisemblablement issues de petites sous-populations d'individus de *N. acuaria* s.str., morphologiquement extrêmes (Fig. 131).

Une spéciation allopatrique paraît exclue, en raison du mode de vie planctonique de ces organismes. En revanche, une ségrégation bathymétrique est tout à fait envisageable si l'on applique aux différentes espèces de *Nowakia* le schéma proposé par Zagora (1984) pour les genres *Nowakia* et *Styliolina*. On peut alors envisager des aires de répartition situées à différentes profondeurs dans la colonne d'eau pour *N. acuaria* s.str., *N. lata*, *N. multiannulata* et *N. ampla*. A la limite des niches écologiques délimitées par la bathymétrie, les populations de



deux ou plusieurs espèces peuvent coexister, tout en gardant un isolement reproductif du fait de l'absence d'interfécondité (véritables espèces au sens biologique du terme). A ce propos, il faut garder à l'esprit que les coquilles de *Dacryoconarides* sédimentées en un point donné représentent en réalité une sorte de bilan de tous les individus qui vivaient dans la colonne d'eau, grossièrement à l'aplomb du site de dépôt.

La variabilité morphologique de certaines espèces peut ainsi être expliquée par le potentiel d'adaptation (plasticité) de sous-populations d'une espèce à plusieurs niches écologiques. La tendance esquissée chez les dernières espèces du Praguien, c'est à dire *N. lata* et *N. ampla*, ne se poursuit pas au delà. En effet, à l'Emsien, la morphologie type des *Nowakia* s'oriente vers des formes à chambre initiale mal séparée du reste de la coquille et avec une apparition beaucoup plus tardive des anneaux, au cours de l'ontogenèse.

## 5. Discussion

Différents modèles existent pour rendre compte de modalités de l'évolution chez les organismes. Leurs aptitudes respectives à expliquer les faits observés sur les *Nowakia* de Cernárokle sont discutées ci dessous.

### *Hétérochronies de développement*

Les processus d'hétérochronies traduisent les variations au cours du temps dans le moment d'apparition ou dans la vitesse de développement de certains caractères. Ces changements s'organisent selon deux types principaux: la pédomorphose et la péramorphose. Le premier se caractérise par un maintien des caractères juvéniles ancestraux chez l'adulte descendant, tandis que dans le deuxième, les caractères de l'adulte ancestral apparaissent dès les stades juvéniles du descendant. L'importance des processus d'hétérochronies est particulièrement invoquée au niveaux des changements morphologiques entre espèces au cours de la phylogenèse (McNamara, 1982, 1986, 1990; McKinney, 1984, 1990a).

La pédomorphose et la péramorphose s'expriment à travers trois modalités différentes : 1) par le moment du début de développement, 2) par un changement dans le taux de développement, 3) par une précocité ou en retard dans la maturation sexuelle. En ce qui concerne la pédomorphose, ces trois modalités sont représentées respectivement par un retard du début de développement (post-déplacement), par une réduction du taux de développement (néotenie) et par une maturation sexuelle précoce (progenèse). A l'inverse, la péramorphose se caractérise par un début de développement précoce (pré-déplacement), par une augmentation du taux de développement morphologique (accélération) et par une maturation sexuelle différée (hypermorphose).

L'élément essentiel dans l'analyse de ces processus est l'identification de l'organisme ancestral et de l'organisme descendant. Dans la lignée phylogénétique des *Nowakia*, la comparaison entre les stades ontogéniques des espèces qui se succèdent au cours du temps permet de définir un type morphologique ancestral ainsi qu'un type morphologique descendant.

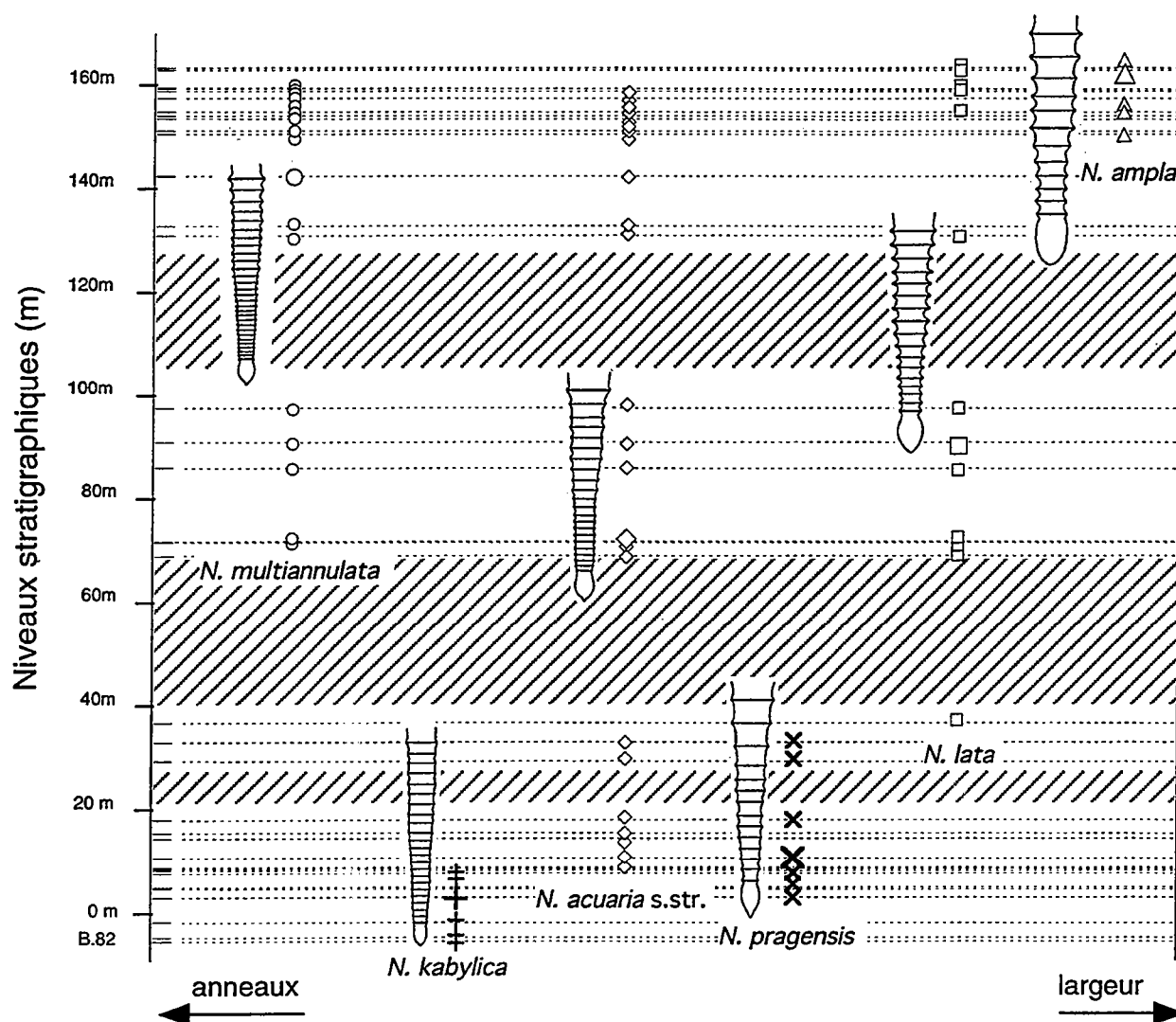


Fig. 130. - Représentation schématique de la position stratigraphique des différents espèces de *Nowakia*. La position latérale des espèces est exprimée très schématiquement en fonction de deux caractères morphométriques dont les tendances sont opposées : pour un évasement large, l'espèce sera située vers la droite du graphique, tandis que pour un nombre d'anneaux élevé, elle sera située vers la gauche.

Les caractères ancestraux des premières espèces de *Nowakia* qui apparaissent au Lochkovien (*N. praesororcula*, *N. sororcula* = *N. kabylica*; Lukes, 1985) sont représentés par: 1) une chambre initiale allongée, pourvue d'un court appendice, 2) une coquille étroite, avec un très faible évasement et 3) des anneaux resserrés dans la région apicale (deux premiers intervalles de mesure). Tous ces caractères s'expriment dans les premiers stades de développement de l'organisme, conservés dans la partie apicale de la coquille.

La comparaison de cette partie de la coquille chez les espèces qui se succèdent dans le temps (Fig. 130) a permis de reconnaître deux types morphologiques distincts et de nature opposée chez les espèces descendantes. Ces deux types sont respectivement illustrés par *N. multiannulata* et par *N. ampla*. La morphologie de chacune de ces deux espèces, décrite dans les chapitres précédents, paraît résulter d'une évolution divergente à partir de la forme ancestrale de *Nowakia*.

Un processus de pédomorphose est envisagé pour la tendance morphologique illustrée par *N. kabylica*-*N. multiannulata*. L'espèce descendante, *N. multiannulata*, montre une morphologie où les caractères juvéniles de l'ancêtre sont conservés, parallèlement à une réduction du taux de développement (néoténie). La présence d'espèces à caractère intermédiaire n'est pas documentée dans la succession, en raison de l'utilisation de critères morphométriques de discrimination inter-spécifique.

La tendance indiquée par la lignée *N. kabylica*-*N. acuaria* s.str.-*N. lata*-*N. ampla* est ici considérée comme un exemple de péramorphose, liée plutôt à une augmentation du taux de développement morphologique (accélération). La morphologie adulte de la forme ancestrale, caractérisée par un évasement de la coquille et une réduction du nombre d'anneaux, se trouve accentuée et dépassée dans les stades juvéniles des espèces descendantes. Un tel processus s'est développé au cours d'un intervalle de plusieurs millions d'années (6 m.a. environ). *N. pragensis*, située stratigraphiquement entre les espèces *N. kabylica* et *N. acuaria* s.str., représenterait une première branche, issue de cette lignée, mais sans descendants ultérieurs (Fig. 131). Cette tendance se traduit par une taille beaucoup plus grande chez des stades ontogéniques équivalents dans les différentes espèces. L'augmentation de taille au cours de l'évolution est plutôt attribuée à un mécanisme de péramorphique à partir d'un ancêtre de petite taille (Stanley, 1973; Gould, 1988; Gould et Eldredge, 1993; McKinney, 1990b). Cette augmentation de taille est imputée aux mutations au hasard (facteur biotique produisant des variations de taille), combinées à la sélection externe (facteurs abiotiques).

Les processus d'hétérochronies présentent une certaine importance dans les lignées phylogénétiques des *Nowakia*. D'ailleurs, au Praguien, le genre *Peneauia*, représenté par la seule espèce *biannulata*, pourrait constituer une hypermorphose par rapport à *Nowakia acuaria* s.str.

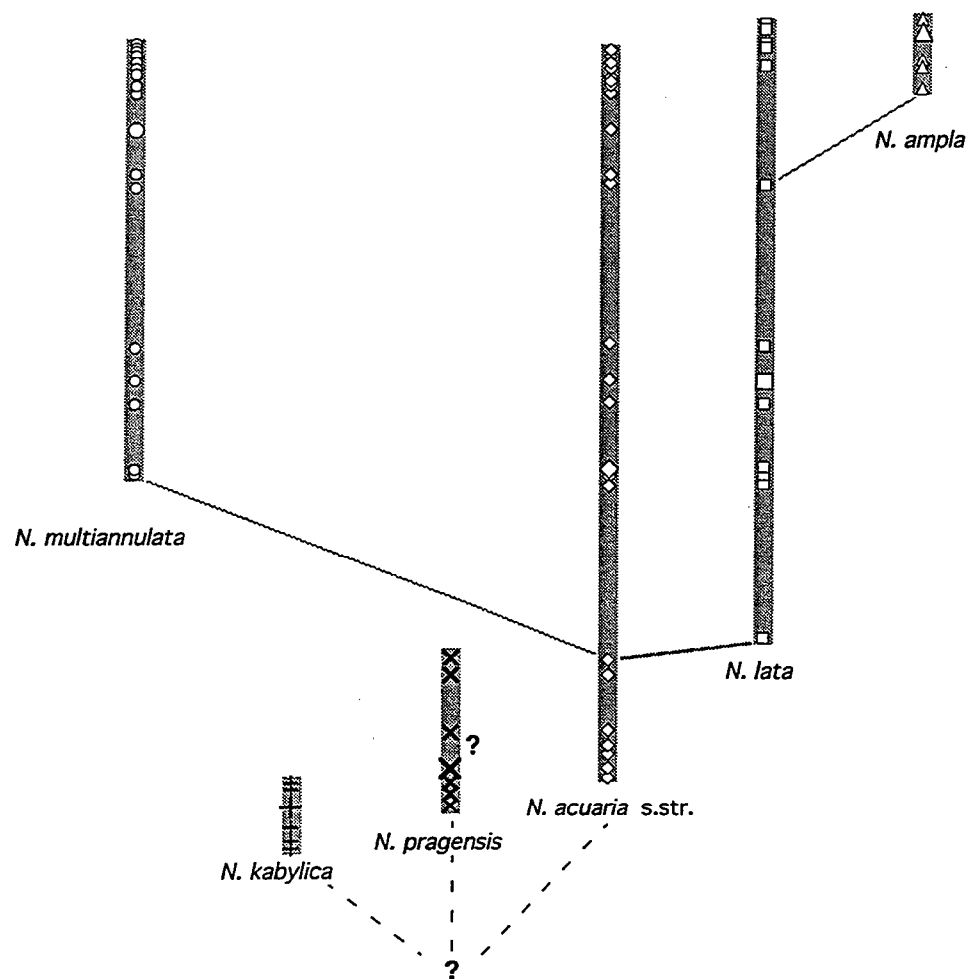


Fig. 131. - Essai de schéma synthétique relatif à la phylogénèse des espèces de *Nowakia* au Praguien.

### *Le modèle des équilibres ponctués*

Le modèle de spéciation proposé par Eldredge et Gould (1972) s'appuie sur la rupture morphologique, représentée par l'apparition d'une espèce, suivie d'une stabilité de la même espèce pendant plusieurs millions d'années. Quatre exigences caractérisent ce modèle : la nouvelle espèce 1) résulte de la séparation d'une lignée, 2) se développe rapidement, 3) est issue d'une petite sous-population de l'espèce ancestrale et 4) a pour origine une petite partie de l'aire d'extension géographique de l'espèce ancestrale.

Depuis la présentation de ce modèle, de nombreuses recherches ont été entreprises pour explorer les modalités des processus évolutifs (ex. Hayami, 1973; Hayami et Ozawa, 1975; Gould et Eldredge, 1977, Cracraft et Eldredge, 1979; Malmgren et Kennett, 1981; Malmgren *et al.*, 1983; Gingerich, 1985; Gould et Eldredge, 1993). La majorité des études concernent des organismes fossiles récents, pourvus de représentants actuels (ex. Foraminifères, Ostracodes, Bivalves). Le nombre de travaux portant sur les faunes planctoniques du Paléozoïque et sur leurs modalités évolutives reste cependant réduit (ex. Crasquin-Soleau *et al.*, 1994; Springer et Murphy, 1994). De plus, l'étude des modalités évolutives concerne souvent des espèces déjà définies en littérature et pour lesquelles la distribution verticale est bien connue.

L'une des exigences fondamentales du modèle des équilibres ponctués, à savoir la séparation de la lignée paraît rempli par la succession des espèces du Praguien (Fig. 124, 130). En effet, la première occurrence d'une espèce (*N. pragensis*, *N. acuaria* s.str., *N. lata*, *N. multiannulata*, *N. ampla*) est soudaine, car elle est identifiée en fonction d'un intervalle morphométrique bien précis. De plus, les espèces de *Nowakia*, après leur apparition, montrent une stabilité morphologique au cours du temps.

Deux phases peuvent être distinguées au cours du temps. La première, d'une durée de 1,5 millions d'années environ, regroupe les trois espèces *N. kabylica*, *N. pragensis*, *N. acuaria* s.str. Elle s'étend jusqu'à la dernière occurrence de *N. pragensis*. L'espèce ancestrale reste délicate à préciser, car remontant probablement aux premières espèces rares de *Nowakia* du Lochkovien.

La deuxième phase, s'étendant sur environ 5 millions d'années, coïncide avec la prédominance de *N. acuaria* s.str. L'apparition des espèces *N. lata*, *N. multiannulata*, *N. ampla* peut être due à une séparation à partir de petites sous-populations de l'espèce précédente, morphologiquement la plus proche (Fig. 131). La variabilité intra-spécifique de *N. acuaria* s.str. ainsi que la structure de ses populations permet de l'envisager comme espèce mère de *N. multiannulata* et *N. lata*. *N. ampla*, la dernière espèce à apparaître, semble issue de l'espèce *N. lata*, qui est la plus proche morphologiquement (Fig. 131).

Une autre condition importante du modèle des équilibres ponctués porte sur le développement rapide de la nouvelle espèce. Pour Gould (1982) la phase de ramification ("branching") doit être inférieure à 1% de la durée totale de l'espèce descendante. Cette durée est ici instantanée pour les cinq espèces de *Nowakia* du Praguien, la spéciation étant considérée comme effective lorsque les valeurs prisent par un individu entrent dans le champ de variabilité

d'une espèce. La présence de l'espèce dans les échantillons immédiatement sus-jacents (Fig. 124), confirme qu'il s'agit bien d'un phénomène très rapide, même si la densité de l'échantillonnage ne permet pas toujours ici un contrôle rigoureux de cette brièveté de la spéciation. D'autre part, la stase morphologique au cours du temps, un point fondamental du modèle des équilibres ponctués, est observée au sein des espèces de *Nowakia*.

#### *Le modèle du gradualisme phylétique*

Le modèle du gradualisme phylétique présente une large diversité de processus évolutifs. Il prévoit, soit des phénomènes de stase, soit une évolution très rapide à partir d'une petite population.

La différence principale avec le modèle des équilibres ponctués repose sur la signification de la ramification. Dans le modèle de Eldredge et Gould (1972), le point de ramification correspond à l'origine de la nouvelle espèce, alors que dans le modèle du gradualisme phylétique, il indique le début de la diversification entre des populations qui vont donner ensuite des espèces différentes.

L'observation de la morphologie des *Nowakia* tout au long du Praguien révèle la persistance de certains types morphologiques, auxquels on attribue ici une valeur spécifique. Les espèces de *Nowakia* présentent donc une stabilité morphologique dès qu'elles sont apparues (Fig. 125-127). Une coexistence entre les espèces est régulièrement observée dans la succession (Fig. 120, 131). Le modèle évolutif de type gradualisme phylétique s'applique donc mal au cas des *Nowakia* étudiés ici, en raison de la distinction, toujours possible, entre les différentes espèces au même niveau. Toutefois, un certain gradualisme pourrait être envisagé entre *N. acuaria* s.str. et *N. ampla*, considérant l'espèce *N. lata* comme une forme de transition. Cette hypothèse a été exclue en raison de la longévité de *N. lata*, environ 5 millions d'années, et de la durée de sa coexistence avec *N. acuaria* s.str., évaluée à environ 4,5 millions d'années. De plus, l'espèce *N. lata* subsiste avec *N. ampla* après la disparition de *N. acuaria* s.str.

Le modèle des équilibres ponctués semble mieux correspondre aux données recueillies sur les *Nowakia* du Praguien que celui du gradualisme phylétique. Toutefois, des éléments complémentaires manquent pour permettre de présenter la spéciations des *Nowakia* du Praguien comme un exemple parfait d'équilibres ponctués. Un échantillonnage plus dense permettrait par exemple de préciser le moment exact de l'apparition et de la disparition de chaque espèce et donc de mieux contrôler les modalités de la spéciation.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES





Le but de ce travail était de préciser les modalités et le rythme de spéciation chez les *Nowakia* du Praguien (Dacryoconarides, Dévonien inférieur). Afin de se mettre dans les meilleures conditions d'étude, un échantillonnage a été effectué dans une succession sédimentaire continue, représentant quelques millions d'années et connue pour l'abondance et la qualité de la préservation des Dacryoconarides (coupe de Cerná rokle, bassin de Prague, en République Tchèque).

La notion d'espèce, fondamentale dans l'analyse des processus évolutifs, constitue aussi la base de toutes considérations biostratigraphiques, paléoenvironnementales et paléogéographiques. Dans le présent travail, des méthodes biométriques ont été appliquées afin de distinguer et de mieux définir la morphologie des espèces représentées à Cerná rokle. L'utilisation de ces méthodes nécessite l'établissement de critères morphométriques précis à partir de mesures effectuées sur de larges populations d'individus. Une étude biométrique originale a été entreprise sur 38 populations, issues chacune d'un niveau stratigraphique bien localisé dans la coupe de Cerná rokle. Cette séquence s'est déposée pendant un laps de temps estimé à environ 6 millions d'années.

L'analyse statistique des données (analyses univariées, bivariées, factorielles) a été effectuée sur près de 3000 spécimens de *Nowakia*. Les premiers traitements statistiques (univarié et bivarié) ont amélioré la compréhension des données recueillies, alors que l'analyse en composantes principales (ACP) a permis d'établir des critères morphométriques discriminants entre différents groupes d'individus. La valeur des types morphologiques ainsi délimités a été testée par l'analyse discriminante (factorielle et en arbre binaire). La distinction entre les groupes d'individus a été confirmée par l'approche statistique qui a permis de fixer des limites quantitatives entre les différents types morphologiques. En prenant en compte la hiérarchisation des caractères chez les Dacryoconarides, en particulier, chez les *Nowakia*, un rang d'espèce a été attribué à ces groupes morphologiques en raison de leur coexistence dans un assemblage, à un même niveau stratigraphique, et de leur persistance au cours du temps. La reconnaissance d'une espèce est donc basée sur la complémentarité de plusieurs méthodes biométriques aboutissant à fixer des limites morphométriques pour chaque espèce. Dans cette approche, l'observation attentive des individus joue néanmoins un rôle capital, car elle oriente le choix et permet une vérification a posteriori de la cohérence des résultats obtenus par les méthodes biométriques.

Dans la séquence de Cerná rokle, six espèces ont été ainsi distinguées, dont trois sont nouvelles : *Nowakia lata*, *Nowakia multiannulata*, *Nowakia ampla*. Ces trois espèces ont été extraites du "groupe *Nowakia acuaria*" tel qu'il était utilisé jusqu'à présent. La variabilité de l'espèce *acuaria* se trouve ainsi limitée par la définition de ces nouvelles espèces. La présence de *Nowakia kabylica* ALBERTI, 1980 (= *Nowakia sororcula*, LUKES, 1982) et *Nowakia pragensis*, LUKES, 1991 est confirmée dans la succession praguienne. La distinction entre les espèces de *Nowakia* est fondée sur l'ensemble des caractères morphologiques mesurés dans la région apicale de la coquille, correspondant au stade juvénile de l'organisme. Les caractères morphométriques les plus discriminants portent sur la chambre initiale, le nombre d'anneaux et l'évasement de la coquille. La différence de taille entre les spécimens (longueur totale de la coquille) n'a pas été considérée comme élément discriminant au plan taxinomique pour le genre *Nowakia*. En effet, les résultats montrent qu'aucune différence n'existe entre la région apicale des spécimens de taille différente et provenant d'un même niveau.

A partir de la distinction entre ces espèces, une biozonation locale est proposée pour la succession des *Nowakia* de la coupe de Cerná rokle. Des biozones d'intervalle, dont la limite inférieure est marquée par l'apparition de l'espèce index et la limite supérieure par l'apparition de l'espèce index de la biozone suivante, sont ainsi définies avec, de la plus ancienne à la plus récente, les biozones à *kabylica*, *pragensis*, *acuaria* s.str., *lata*, *multiannulata*, *ampla*. Dans la partie supérieure de la coupe, la présence de l'espèce *Guerichina strangulata* (Dacryoconarides) permet d'affiner la biozonation des *Nowakia*. Des études biométriques faites sur des populations de Dacryoconarides en provenance d'autres coupes du bassin de Prague, mais aussi d'autres régions, permettraient de vérifier la biozonation locale proposée ici et, probablement, d'élargir son champ d'application.

Afin de tester les facteurs ayant pu influencer la spéciation et la dynamique des Dacryoconarides, les abondances des genres et espèces ont été quantifiées afin de pouvoir évaluer leur diversité et de cerner le taux d'évolution des Dacryoconarides au cours du temps. Les facteurs abiotiques ont été estimés à partir d'une étude des microfaciès et d'analyses isotopiques des carbonates contenant les faunes de Dacryoconarides. En effet, les fluctuations des rapports isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) peuvent traduire des variations environnementales. Aucun changement sédimentologique important n'est remarqué dans la succession étudiée, ce qui suggère des conditions apparemment stables au cours du dépôt. Seul le signal du carbone a été considéré comme véritablement significatif des conditions paléoenvironnementales; celui de l'oxygène s'avère plus délicat à interpréter. Les variations d'abondance et de diversité observées chez les Dacryoconarides semblent contrôlées par les deux types de facteurs, biotiques et abiotiques. La dynamique évolutive interne au groupe paraît jouer un rôle essentiel dans les processus de spéciation, tandis que les facteurs paléoenvironnementaux ont pu contrôler partiellement la prolifération des individus.

Enfin, les modalités et le rythme de spéciation des *Nowakia* ont été discutés. La lignée phylogénétique des *Nowakia* du Praguien montrent différentes tendances morphologiques illustrées par des espèces qui coexistent ou se succèdent au cours du temps. A l'échelle de la séquence analysée, la première et la dernière espèce répertoriée, respectivement *N. kabylica* et *N. ampla*, indiquent des modifications morphologiques précises: 1) une augmentation de la taille de la chambre initiale parallèlement à une modification de la forme qui tend à devenir sphérique, 2) une disparition du prolongement apical, 3) un net élargissement de la coquille et 4) une réduction du nombre d'anneaux dès les premiers stades ontogéniques. Toutefois, à une échelle de temps plus réduite, d'autres tendances se manifestent, indiquant que l'élargissement général de la coquille et la réduction du nombre d'anneaux ne sont donc pas linéaires et progressifs au cours du temps. Dans la lignée des *Nowakia* du Praguien, les variations dans le moment d'apparition ou dans la vitesse de développement de certains caractères ont été interprétées comme des hétérochronies de développement. Le type d'identification spécifique utilisé implique une distinction entre les individus sur la base de critères morphométriques précis. L'apparition d'une espèce est de ce fait soudaine. La séparation de lignées et l'absence de dérive au sein d'une espèce donnée, points fondamentaux du modèle des équilibres ponctués, sont observés dans la succession des espèces du Praguien de Cerná rokle. En revanche, la phase de ramification n'est pas suffisamment précisée en raison d'une densité d'échantillonnage parfois insuffisante. Le modèle évolutif de type gradualisme phylétique paraît moins adapté au cas des *Nowakia* étudiés, en raison de la distinction, toujours possible, entre les différentes espèces au même niveau.

L'intérêt et la validité de l'approche biométrique sont clairement montrés dans la distinction au niveau spécifique. Une étude biométrique des *Nowakia* du Dévonien inférieur et moyen permettrait de compléter les connaissances acquises et de comparer les résultats entre localités géographiques différentes dans un but biostratigraphique. Afin de préciser la lignée des Dacryoconarides, dont *Nowakia* est le premier représentant, des méthodes cladistiques pourraient être appliquées sur des caractères homologues, en considérant les Homocténides (sensu Alberti, 1993) comme extra- groupe. L'identification de l'espèce mère reste un point important à établir. L'extension de ce type d'études à l'ensemble du groupe des Tentaculitoidea doit être envisagé afin d'apporter une réponse au possible polyphylétisme des Dacryoconarides, Homocténides et Tentaculitides.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ackerly S.C. 1989 - Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs. *Paleobiology*, 15 : 147-164.
- Al-Rawi D. 1977 - Biostratigraphische Gliederung der Tentaculiten-Schichten des Frankenwaldes mit Conodonten und Tentaculiten (Unter- und Mittel-Devon; Bayern, Deutschland). *Senckenberg. lethaea*, 58, 1/3 : 25-79.
- Alberti G.K.B. 1970a - Tentaculiten (Nowakiidae) aus dem Schönaauer Kalk (Unter-Devon, Kellerwald). *Senckenberg. lethaea*, 51, 2/3 : 201-209.
- Alberti G.K.B. 1970b - Unterdevonische Tentaculiten aus Oberfranken. *Paläont. Z.*, 44, 3/4: 161-170.
- Alberti G.K.B. 1970c - Zum Alter des "Dalmaniten-Knollenkalkes" (Unterdevon, Unterharz) und des Steinberger Kalkes (Unterdevon, Lindener Mark) auf Grund ihrer Tentaculiten-Fauna. *Senckenberg. lethaea*, 51, 5/6 : 387-399.
- Alberti G.K.B. 1971 - Tentaculiten (Nowakiidae) aus dem Grenzbereich Zlichovium/Eifelium und Bemerkungen zur Unter-/Mittel-Devon-Grenze nach Nowakiidae. *Senckenberg. lethaea*, 52, 1 : 93-113.
- Alberti G.K.B. 1972 - Bemerkungen zur Morphologie des Proximal-Teiles der Gehäuse einiger Taxa von *Nowakia* (Dacryoconarida) aus dem Unter - und Mittel-Devon. *Senckenberg. lethaea*, 53, 1/2 : 95-101.
- Alberti G.K.B. 1975 - Zur Struktur der Gehäusewand von *Styliolina* (Dacryoconarida) aus dem Unter-Devon von Oberfranken. *Senckenberg. lethaea*, 55, 6 : 505-511.
- Alberti G.K.B. 1979 - Zur Dacryoconariden-(Tentaculiten-)Chronologie des herzynischen Unter- und Mittel-Devons. *Senckenberg. lethaea*, 60, 1/3 : 223-241.
- Alberti G.K.B. 1980 - Neue Arten der Nowakiidae (Dacryoconarida) aus dem Unter-Devon von Algerien. *Senckenberg. lethaea*, 61, 1/2 : 13-16.
- Alberti G.K.B. 1984 - Beitrag zur Dacryoconarida-(Tentaculiten-)Chronologie des älteren Unter-Devons (Lochkovium und Pragium). *Senckenberg. lethaea*, 65, 1/3 : 27-49.
- Alberti G.K.B. 1985a - Neue Taxa der Dacryoconarida, insbesondere der Corniculiniidae n. fam., aus dem basalen Flemersbacher Tentaculitenkalk ( Bayrische Faziesreihe, Unter-Devon) von Oberfranken. *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, 59 : 39-50.
- Alberti G.K.B. 1985b - Zur Tentaculitenführung im Unter und Mittel-Devon der Zentralen Karnischen Alpen (Österreich). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 75 : 375-388.
- Alberti G.K.B. 1988 - Stratigraphische Untergliederung einiger Lochkovium/Pragium-Grenzprofile (Unter-Devon) in NW-Marokko, Oberfranken und Victoria (SE-Australien) auf Grund von Dacryoconariden und Conodonten. *Senckenberg. lethaea*, 68, 5/6 : 479-493.

- Alberti G.K.B. 1993 - Dacryoconaride und homoctenide Tentaculiten des Unter-und Mittel-Devons. I. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 158 : 1-229.
- Alberti G.K.B. 1995 - Zu Kenntnis und Problemen der Biostratigraphie und der faziellen Entwicklung der Silurs und Devons im Harz. *Nova Acta Leopoldina* 71, 291 : 23-29.
- Allmon W.D. 1989 - Paleontological completeness of the record of lower Tertiary mollusks, U.S. Gulf and Atlantic Coastal Plains: implications for phylogenetic studies. *Hist. Biology*, 3, 2 : 141-158.
- Bayer U. et McGhee Jr. G.R. 1989 - Periodicity of Devonian sedimentary and biological perturbations: implications for the Devonian timescale. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1 : 1-16.
- Benton M.J. 1995 - Diversification and Extinction in the History of Life. *Science*, 268 : 52-58.
- Benzecri J.P. 1973 - L'analyse des données. T.II - L'analyse des correspondances. : 619 pp., Dunod, Paris.
- Boucek B. 1964 - The Tentaculites of Bohemia. Their morphology, taxonomy, ecology, phylogeny and biostratigraphy. Czechoslovak Academy of Sciences, 215 pp., Prague.
- Boucek B. 1967 - Significance of Dacryoconarid Tentaculites and Graptolites for the Stratigraphy and Palaeogeography of the Devonian System. *In* : D.H. Oswald ed. International Symposium on the Devonian System, vol. 2 : 1275-1281, Calgary, Canada.
- Boucot A.J. 1975 - Evolution and extinction rate controls. Developments in palaeontology and stratigraphy, 1: 427 pp., Elsevier, Amsterdam.
- Boucot A.J. 1988 - Devonian biogeography: an update. *In* : N.J. McMillan et D.J. Glass eds. Canadian Society of Petroleum Geologists - Devonian of the world : Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System, vol. III : 211-227, Calgary, Canada.
- Breiman L., Friedman J.M., Olshen R.A. et Stone C.J. 1984 - Classification and regression trees. Wadsworth International Group, 250 pp.
- Brian J. 1988 - Biostatistics in Paleontology. *Geoscience Canada*, 15, 1 : 3-22.
- Chlupáč I. 1953 - Stratigrafická studie o hranicích vrstvách mezi silurem a devonem ve středních Čechách (Stratigraphical investigation of the border strata of the Silurian and the Devonian in Central Bohemia). *Sbor. Ustr. Ust. geol., Odd. geol.*, 20 : 277-380.
- Chlupáč I. 1957 - Faciální vyvoj a biostratigrafie stredoceskeho spodního devonu (Facial development and biostratigraphy of the Lower Devonian of Central Bohemia). *Sbor. Ustr. Ust. geol., Odd. geol.*, 23, 1 : 369-485.
- Chlupáč I. 1969 - Zu einigen Fragen der Stratigraphie, Faziesentwicklung und Parallelisierung des Unterdevons von Böhmen. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 4 : 193-208.
- Chlupáč I. 1976 - The Bohemian Lower Devonian stages and remarks on the Lower-Middle Devonian boundary. *Newsl. Stratigr.*, 5, 2/3 : 168-189.
- Chlupáč I. 1981 - Stratigraphic terminology of the Devonian in Central Bohemia (Barrandian area, Czechoslovakia). *Vest. Ustr. Ust. geol.*, 56, 5 : 263-270.

- Chlupác I. 1982 - The Bohemian Lower Devonian stages. *Cour. Forsch. -Inst. Senckenberg*, 55 : 345-400.
- Chlupác I. 1983 - Trilobite assemblages in the Devonian of the Barrandian area and their relations to palaeoenvironments. *Geologica et Palaeontologica*, 17 : 45-73.
- Chlupác I. 1988 - The Devonian of Czechoslovakia and its stratigraphic significance. In : N.J. McMillan et D.J. Glass eds. Canadian Society of Petroleum Geologists - Devonian of the world : Proceedings of the Second International Symposium on the Devonian System, vol. I : 481-497, Calgary, Canada.
- Chlupác I. 1993 - Geology of the Barrandian : a field trip guide. Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Senckenberg-Buch 69 : 163, Frankfurt.
- Chlupác I. 1994a - Devonian Trilobites - Evolution and events. *Geobios*, 27, 4 : 487-505.
- Chlupác I. 1994b - Facies and biogeographic relationships in Devonian of the Bohemian Massif. *CFS-Cour. Forsch. Senckenberg*, 169 : 299-317.
- Chlupác I. 1995 - Evaluation of Some Devonian Standard Boundaries. *Nova Acta Leopold.*, 71, 291 : 41-52.
- Chlupác I., Hladil J. et Lukes P. 1986 - Subcommission on Devonian Stratigraphy of the International Commission on Stratigraphy. Barrandian-Moravian karst 1986. Guide Book. : 1-62,
- Chlupác I., Kríz J., Schönlaub H.P., Klapper G. et Zikmundova J. 1980 - Field Trip E: Barrandian. In : H.P. Schönlaub ed. Second European Conodont Symposium (ECOS II), Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, vol. 35 : 147-180, Vienna.
- Chlupác I. et Kukal Z. 1986 - Reflection of possible global Devonian events in the Barrandian area, C.S.S.R. In : O. Walliser ed. - Lecture Notes in Earth Sciences, Global Bio-Events, vol. 8 : 169-179, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Chlupác I. et Kukal Z. 1988 - Possible global events and the stratigraphy of the Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian-Middle Devonian, Czechoslovakia). *Sbor. geol. ved, Geologie*, 43 : 83-146.
- Chlupác I., Lukes P., Paris F. et Schönlaub H.P. 1985 - The Lochkovian-Pragian Boundary in the Lower Devonian of the Barrandian Area (Czechoslovakia). *Jb. Geol. B.-A.*, 128, 1 : 9-41.
- Chlupác I. et Oliver W.A.J. 1989 - Decision on the Lochkovian-Pragian Boundary Stratotype (Lower Devonian). *Episodes*, 12, 2 : 109-113.
- Churkin M. et Brabb E.E. 1967 - Devonian rocks of the Yukon-Porcupine Rivers area and their tectonic relation to other Devonian sequences in Alaska. In : D.H. Oswald ed. International Symposium on the Devonian System, vol. 2 : 227-258, Calgary, Canada.
- Churkin M. et Carter C. 1970 - Devonian tentaculitids of east-central Alaska ; systematics and biostratigraphic significance. *J. Paleont.*, 44, 1 : 51-68.
- Cooper B.J. 1973 - Discovery of Tentaculites in the Limestone at Tyers, Gippsland. *Vict. Nat.*, 90 : 192-194.

- Cowie J.W. et Bassett M.G. 1989 - Global stratigraphic chart with geochronometric and magnetostratigraphic calibration. *Episodes*, 12, 2 : 1.
- Cracraft J. et Eldredge N. eds. 1979 - Phylogenetic Analysis and Paleontology. Columbia University Press, 233 pp., New York.
- Crasquin-Soleau S., Lethiers F. et Tassy P. 1994 - Évolution des espèces du genre *Polyzygia* (Ostracoda, Dévonien). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319, 2 : 365-371.
- Davis J.C. 1986 - Statistics and data analysis in Geology, 2è éd., 646 pp., John Wiley & Sons.
- Dickson J.A. D. 1965 - A modified staining technique for carbonates in thin section. *Nature*, 4971 : 587.
- Eldredge N. et Gould S.J. 1972 - Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In : T.J.M. Schopf ed. - Models in Paleobiology : 82-115. Freeman, Cooper and Co, San Francisco.
- Escofier B. et Pagès J. 1990 - Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. 267 pp., Dunod, Paris.
- Farsan N.M. 1994 - Tentaculiten : Ontogenese, Systematik, Phylogenese, Biostratonomie und Morphologie. *Abh.senckenberg. naturforsch. Ges.*, 547 : 1-128.
- Fenelon J.P. 1982 - Qu'est-ce que l'analyse des données ?, 311 pp., Lefonen, Paris.
- Fisher D.W. 1962 - Small conoidal shells of uncertain affinities. In : R.C. Moore ed. - Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellanea : 98-143, Lawrence, Kansas.
- Flügel E. 1972 - Microfazielle Untersuchungen in der Alpinen Trias. Methoden und Probleme. *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21 : 9-64.
- Flügel E. 1982 - Microfacies Analysis of Limestones. Springer-Verlag, 633 pp., Berlin.
- Fordham B.G. 1992 - Chronometric calibration of mid-Ordovician to Tournaisian conodont zones: a compilation from recent graphic-correlation and isotope studies. *Geol. Mag.*, 129, 6 : 709-721.
- Freyer G. et Hirschmann G. 1970 - Das Devonprofil von Sproitz (Oberlausitz) unter besonderer Berücksichtigung des Nachweises von Unterdevon. *Geologie*, 19, 5 : 481-620.
- Garcia-Alcalde J.L., Arbizu M., Garcia Lopez S., Leyva F., Montesinos R., Soto F. et Truyols-Massoni M. 1990 - Devonian stage boundaries (Lochkovian/Pragian, Pragian/Emsian, and Eifelian/Givetian) in the Cantabric region (NW Spain). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 180, 2 : 177-207.
- Gessa S., Truyols-Massoni M., Robardet M. (1994a) - Quantitative analysis of *Homoctenowakia bohémica bohémica* (tentaculitoids) from the Lochkovian of the Valle syncline, Ossa-Morena Zone (SW Spain). *Rev. Esp. Pal.*, 9, 2 : 203-210.
- Gessa S., Lardeux H., Gourvennec R., Becq-giraudon J.F., Janjou D., Halawani M., Robelin C., Al Muallem M., Brosse J.M. (1994b) - A new species of Silurian tentaculitids from the Qalibah Formation, NW Saudi Arabia. *Rev. Micropal.*, 37, 3 : 201-208.



- Gessa S. (1996) - Dacryoconarides du genre *Nowakia* dans le Praguien du bassin de Prague (Dévonien inférieur, République Tchèque). *Rev. Micropal.*, 39, 4 : 315-337.
- Gingerich P.D. 1985 - Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions. *Paleobiology*, 11, 1 : 27-41.
- Gould S.J. 1982 - The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. In : R. Milkam, ed. - Perspectives on Evolution, : 83-104, Sinauer; Sunderland, Mass.
- Gould S.J. 1988 - Trends as change in variance: a new slant on progress and directionality in evolution. *J. Paleont.*, 62 : 319-329.
- Gould S.J. et Eldredge N. 1977 - Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3, 2 : 115-151.
- Gould S.J. et Eldredge N. 1993 - Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, 366 : 223-227.
- Gross-Uffenorde H. et Jahnke H. 1973 - Die Fauna der Kalkgerölle aus dem unterdevonischen Konglomerat bei Marburg (Dacryoconarida, Ostracoda, Trilobita, Brachiopoda, Rheinisches Schiefergebirge). *Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch.*, 101 : 80-98.
- Gueguen A. et Nakache J.P. 1988 - Méthode de discrimination basée sur la construction d'un arbre de décision binaire. *Rev. Statistique Appliquée*, XXXVI, 1 : 19-38.
- Hansch W. 1995 - Die Obersilurische Ostrakodenfauna Baltoskandiens, Eins Überblick. *Palaeontographica Abt. A*, 237, 5-6 : 133-168.
- Harland W.B., Armstrong R.L., Cox A.V., Craig L.E., Smith A.G. et Smith D.G. 1990 - A geological Time Scale : 263 pp., Cambridge : University Press,
- Havlicek V., Vanek J. et Fatka O. 1994 - Perunica microcontinent in the Ordovician (its position within the Mediterranean Province, series division, benthic and pelagic associations). *Sbor. geol. ved, Geologie*, 46 : 23-56.
- Hayami I. 1973 - Discontinuous variation in a evolutionary species, *Cryptopecten vesiculosus*, from Japan. *J. Paleont.*, 47, 3 : 401-420.
- Hayami I. et Ozawa T. 1975 - Evolutionary models of lineage-zones. *Lethaia*, 8 : 1-14.
- House M.R. 1993 - Proposal for the Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the Pragian-Emsian boundary, *Subcommission on Devonian Stratigraphy Newsletter*, 10 : 63.
- Imbrie J. 1956 - Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 108, 2 : 217-252.
- Jenkyns H.C. 1974 - Origin of red nodular limestones (Ammonitico Rosso, Knollenkalke) in the Mediterranean Jurassic: a diagenetic model. In : K.J. Hsü et H.C. Jenkyns eds. Spec. Publ. Int. Ass. Sediment - Pelagic sediments: On Land and Under the Sea, 1 : 249-271.
- Jiang Zhi-wen 1980 - Early Lower Devonian tentaculites from Western Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica*, 19, 6 : 505-510.

- Johnson J.G., Klapper G. et Sandberg C.A. 1985 - Devonian eustatic fluctuations in Euramerica. *Geological Society of America Bulletin*, 96, 5 : 567-587.
- Jones B. 1988 - Biostatistics in Paleontology. *Geoscience Canada*, 15, 1 : 3-22.
- Klapper G. et Johnson J.G. 1980 - Endemism and dispersal of Devonian conodonts. *J. Paleont.*, 54, 2 : 400-455.
- Klishevich V.L. 1968 - Nekotoryje tentakulity iz nishnego Devona jushnogo Tjan-Shanja i ich sistematischeskoje poloshenije. In : Biostratigrafija pograntschnych otloshenii Silura i Devona. *Akad. Nauk SSSR* : 131-139.
- Klishevich V.L. 1977 - Tentakulity (Homocutenida) iz nishnego Devona severnogo Urala. In : Novyje materialy po paleontologii Urala. *Akad. Nauk SSSR, Ural. Nauk Zentr., Inst. Geol. Geochemie*, 128 : 144-151.
- Klishevich V.L., Koren T.N., Logvinenko V.P. et Kim A.I. 1978 - Tentaculites. In : B.S. Sikolov et V.G. Garkovets eds. - Type sections of the Lower and Middle Devonian boundary beds in Middle Asia. A guide to field excursions. Supplement: Atlas of the paleontological plate. Field session of the International Subcommittee on Devonian Stratigraphy, : 1-55, Samarkand, USSR.
- Koch C.F. 1987 - Prediction of sample size effects on the measured temporal and geographic distribution patterns of species. *Paleobiology*, 13, 1 : 100-107.
- Kríz J., Jaeger H., Paris F. et Schönlaub H.P. 1986 - Prídolí - the Fourth Subdivision of the Silurian. *Jb. Geol.*, 129, 2 : 291-360.
- Land L.S. 1995 - Oxygen and carbon isotopic composition of Ordovician brachiopods: Implications for coeval seawater - Comment. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 59, 13 : 2843-2844.
- Lane H.R. et Ormiston A.R. 1979 - Siluro-Devonian Biostratigraphy of the Salmontrout River Area, East-Central Alaska. *Geologica et Palaeontologica*, 13 : 39-96.
- Lardeux H. 1969 - Les Tentaculites d'Europe occidentale et d'Afrique du nord. C.N.R.S. *Cahiers de Paléontologie*, 238 pp., Paris.
- Lardeux H. 1976 - Les Tentaculites. In : Les Schistes et Calcaires éodévoniens de Saint-Cénére (Massif Armoricaire, France). Sédimentologie, Paléontologie, Stratigraphie. *Mém. Soc. géol. minéral. Bretagne*, 19, 328 : 305-308.
- Larsson K. 1979 - Silurian tentaculitids from Gotland and Scania. *Fossils and Strata*, 11 : 180 pp.
- Lasker H.R. 1978 - The measurement of taxonomic evolution: preservational consequences. *Paleobiology*, 4, 2 : 135-149.
- Lethiers F. et Crasquin-Soleau S. 1988 - Comment extraire les microfossiles à tests calcitiques des roches calcaires dures. *Rev. Micropal*, 31, 1 : 56-61.
- Ljaschenko G.P. 1955 - Novyje danyje o systematike tentakulitov, novakii i styliolin. *Bull. Soc. Nat. Moscou, Sér. Géol.*, 29, 3 : 94-95.

- Ljaschenko G.P. 1959 - Konikonchi Devon zentralnych i vostotschnych oblastej Russkoi Platformy. *Gosgeoltekhizdat, Leningrad* : 1-153.
- Ljaschenko G.P. 1966 - Novyje rody devonskych Nowakii. *Paleont. Sbornik*, 3, 2 : 49-53.
- Ludvigsen R. 1972 - Late Early Devonian Dacryoconarid Tentaculites, Northern Yukon Territory. *Canadian J. Earth Sci.*, 9, 3 : 297-318.
- Lukes P. 1982a - *Nowakia sororcula* sp. n., a new dacryoconarid tentaculite from the Lochkovian-Pragian boundary beds of the Barrandian. *Casop. miner. geol.*, 27, 4 : 409-411.
- Lukes P. 1982b - Tentaculites from the Pragian/Zlichovian boundary beds at Svaty Jan pod Skalou (Barrandian area). *Vest. Ustr. Ust. geol.*, 57, 2 : 71-80.
- Lukes P. 1985 - Dacryoconarid tentaculites of the Lochkovian Stage (Lower Devonian) of the Barrandian. *Casop. miner. geol.*, 30, 2 : 173-184.
- Lukes P. 1991 - *Nowakia pragensis* sp. n., a new dacryoconarid tentaculite from the Lower Pragian (Barrandian area). *Vest. Ustr. Ust. geol.*, 66, 2 : 105-106.
- Lütke F. 1974 - Unterdevonische Tentaculiten (Dacryoconarida) des SW-Harzes. 1 Die Gattung *Nowakia* Gürich 1896. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 145, 3 : 306-327.
- Malmgren B.A., Berggren W.A. et Lohmann G.P. 1983 - Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. *Paleobiology*, 9, 4 : 377-389.
- Malmgren B.A. et Kennett J.P. 1981 - Phyletic gradualism in a Late Cenozoic planktonic foraminiferal lineage; DSDP Site 284, southwest Pacific. *Paleobiology*, 7, 2 : 230-240.
- Marshall C.R. 1994 - Confidence intervals on stratigraphic ranges: partial relaxation of the assumption of randomly distributed fossil horizons. *Paleobiology*, 20, 4 : 459-469.
- Martinsson A. ed. 1977 - The Silurian-Devonian Boundary. IUGS Series A, 5 : 349, Stuttgart.
- Maynard J.B. 1981 - Carbon isotopes as indicators of dispersal patterns in Devonian-Mississippian shales of the Appalachian basin. *Geology*, 9 : 262-265.
- Mayr E. 1942 - Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- Mayr E. 1963 - Animal Species and Evolution. Harvard University Press/Belknap, Cambridge.
- Mayr E., Linsley E.G. et Usinger R.L. 1953 - Methods and principles of systematic zoology., 328 pp, New York.
- McKinney M.L. 1984 - Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage: morphological change as a by-product of size selection. *Paleobiology*, 10, 4 : 407-419.
- McKinney M.L. 1986 - Estimating Volumetric Fossil Abundance from Cross-Sections: A Stereological Approach. *Palaios*, 1 : 79-84.
- McKinney M.L. 1990a - Classifying and analysing evolutionary trends. In : K.J. McNamara ed. - Evolutionary trends : 28-58. Belhaven Press, London.
- McKinney M.L. 1990b - Trends in body size evolution. In : K.J. McNamara ed. - Evolutionary trends : 75-118. Belhaven Press, London.

- McKinney M.L. 1991 - Completeness of the fossil record: an overview. *In* : S.K. Donovan ed. - The processes of Fossilization : 66-83. Belhaven Press, London.
- McKinney M.L. et Frederick D. 1992 - Extinction and population dynamics: New methods and evidence from Paleogene foraminifera. *Geology*, 20 : 343-346.
- McLaren J. 1973 - The Silurian Devonian boundary. *Geol. Mag.*, 110, 3 : 302-303.
- McNamara K.J. 1982 - Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology*, 8, 2 : 130-142.
- McNamara K.J. 1986 - A guide to the nomenclature of heterochrony. *J. Paleont.* 60, 1 : 4-13.
- McNamara K.J. 1990 - The role of heterochrony in evolutionary trends. *In* : K.J. McNamara ed. - Evolutionary trends : 59-74. Belhaven Press, London.
- Morzadec P. 1992 - Evolution des Asteropyginae (Trilobita) et variations eustatiques au Dévonien. *Lethaia*, 25 : 85-96.
- Mu Dao Cheng 1978 - On the Devonian Tentaculites Zones of South China. *In* : Symposium on the Devonian system of South China. *Inst. Geol. Miner. Chinese Acad. Geol. Sci.* : 270-281.
- Mu-Xinan 1975 - Early Devonian tentaculites from the Zhumulangma Region. *In* : *Report of Scientific investigation in the Zhumulangma Region. Paleontology*, 1 : 391-407.
- Nixon K.C. et Wheeler Q.D. 1990 - An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6 : 211-223.
- Odin G. S. 1994 - Geological Time scale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 318, II : 59-71.
- Paris F. et Robardet M. 1990 - Early Palaeozoic palaeobiogeography of the Variscan regions. *Tectonophysics*, 177 : 193-213.
- Philippeau G. 1986 - Comment interpréter les résultats d'une analyse en composantes principales. STAT-ITCF, : 63 pp., ITCF-Institut des Céréales et des Fourrages, Paris.
- Raffi S. et Serpagli E. 1993 - Introduzione alla paleontologia. Scienze della Terra, 655 pp., UTET, Torino.
- Raup D.M. 1979 - Biases in the fossil record of species and genera. *Carnegie Mus. Nat. Hist. Bull.*, 13 : 85-91.
- Raup D.M. et Stanley S.M. 1971 - Principles of Paleontology., 388 pp., San Francisco.
- Reyment R.A. 1980 - Morphometric in Biostratigraphy, 175 pp., Academic Press ed.
- Richter R. 1854 - Thüringische Tentaculiten. *Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch.*, VI, 2 : 275-290.
- Romeder J.M. 1973 - Méthodes et programmes d'analyse discriminante. 135 pp., Dunod, Paris.
- Ruan Yiping et Mu Daocheng 1989 - Devonian Tentaculitoids from Guangxi. *Mem. of Nanjing Inst. of Geol. & Palaeont., Acad. Sinica*, 26 : 1-197.
- Sadler P.M. 1981 - Sediment accumulation rates and the completeness of stratigraphic sections. *J. Geol.*, 89 : 569-584.

- Sauerland U. 1983 - Dacryoconariden und Homocteniden der Givet- und Adorf-Stufe aus dem Rheinischen Schiefergebirge (Tentaculitoidea, Devon). *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, 25 : 1-86.
- Schindel D.E. 1982 - Resolution analysis: A new approach to the gaps in the fossil record. *Paleobiology*, 8, 4 : 340-353.
- Schindler E. et Neuser R.D. 1993 - Apical part and shell structure of *Homoctenus tenuicinctus* (Cricoconarida; Devon). *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, 58 : 107-114.
- Schwarzacher W. 1993 - Cyclostratigraphy and the Milankovitch Theory. Developments in Sedimentology, 52 : 225, Elsevier, Amsterdam .
- Schwarzacher W. et Fischer A.G. 1982 - Limestone-shale bedding and perturbations of the Earth's orbit. In : G. Einsele et A. Seilacher eds. Springer-Verlag - Cyclic and Event Stratification : 72-95, Berlin.
- Scotese C.R. et McKerrow W.S. 1990 - Revised World maps and introduction. In : W.S. McKerrow et C.R. Scotese eds. Geological Society Memoir - Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography, 12 : 1-21, London.
- Scotese C.R., Van der Voo R. et Barrett S.F. 1985 - Silurian and Devonian base maps. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 309 : 57-77.
- Sepkoski J.J., Bambach R.K., Raup D.M. et Valentine J.W. 1981 - Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature*, 293 : 435-437.
- Sepkoski J.J. 1984 - A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, 10, 2 : 246-267.
- Sokal R.R. et Rohlf F.J. 1969 - Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. R. Emerson, D. Kennedy et R.B. Park eds., 776 pp., San Francisco.
- Sokal R.R. et Sneath P.H.A. 1963 - Principles of Numerical Taxonomy. D.M. Whitaker, R. Emerson, D. Kennedy et G.W. Beadle eds., 359 pp., San Francisco.
- Springer K.B. et Murphy M.A. 1994 - Punctuated stasis and collateral evolution in the Devonian lineage of *Monograptus hercynicus*. *Lethaia*, 27 : 119-128.
- Springer M.S. 1990 - The effect of random range truncations on patterns of evolution in the fossil record. *Paleobiology*, 16, 4 : 512-520.
- Stanley S.M. 1973 - An explanation for cope's rule. *Evolution*, 27, 1 : 1-26.
- Stanley S.M. 1986 - Population size, extinction, and speciation: the fission effect in Neogene Bivalvia. *Paleobiology*, 12, 1 : 89-110.
- Stanley S.M., Wetmore K.L. et Kennett J.P. 1988 - Macroevolutionary differences between the two major clades of Neogene planktonic foraminifera. *Paleobiology*, 14, 3 : 235-249.
- Talent J.A., Mawson R., Andrew A.S., Hamilton P.J. et Whitford D.J. 1993 - Middle Palaeozoic extinction events: Faunal and isotopic data. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 104 : 139-152.
- Talent J.A. et Yolkin E.A. 1987 - Transgression-Regression Patterns for the Devonian of Australia and Southern West Siberia. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 92 : 235-249.

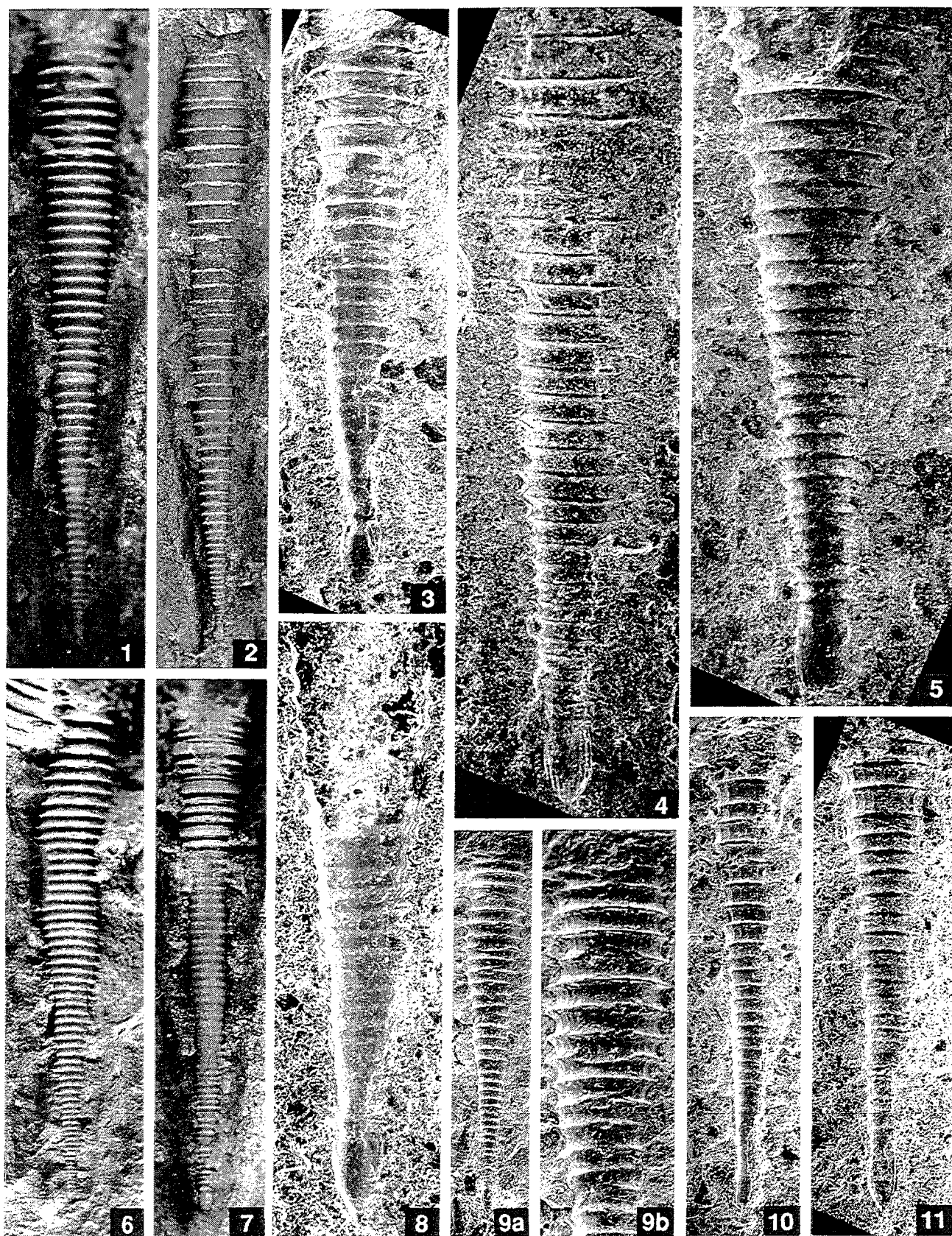
- Tomassone R. 1988 - Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle discriminante ? STAT-ITCF, 56 pp., ITCF-Institut des Céréales et des Fourrages, Paris.
- Truyols-Massoni M. 1986 - *Nowakia acuarina* (Praguiense, Devonico inferior) de la zona Astur-Occidental-Leonesa (NO. de España). *Breviora Geol. Astúrica*, 27, 1-2 : 12-16.
- Truyols-Massoni M. 1988 - Dacryoconaridos y Homoctenidos del Devonico de España (Cordillera Cantabrica y otras areas). Oviedo (thèse non publiée).
- Tucker M.E. 1973 - Sedimentology and diagenesis of Devonian pelagic limestones (Cephalopodenkalk) and associated sediments of the Rhenohercynian Geosyncline, West Germany. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 142, 3 : 320-350.
- Tucker M.E. et Kendall A.C. 1973 - The diagenesis and low-grade metamorphism of Devonian styliolinid-rich pelagic carbonates from West Germany: possible analogues of recent pteropod oozes. *J. Sedim. Petr.*, 43, 3 : 627-687.
- Tucker M.E. et Wright V.P. 1990 - Carbonate Sedimentology., Blackwell Scientific Publications, 482 pp.
- Valentine J.W. 1989 - Phanerozoic marine faunas and the stability of the Earth system. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 75, 1 : 137-155.
- Vavrdová M. 1989 - Early Devonian palynomorphs from the Dvorce-Prokop Limestone (Barrandian region, Czechoslovakia). *Vest. Ustr. ust. geol.*, 64, 4 : 207-219.
- Veizer J. et Hoefs J. 1976 - The nature of  $\delta^{18}\text{O}/\delta^{16}\text{O}$  and  $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$  secular trends in sedimentary carbonate rocks. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 40 : 1387-1395.
- Veselinovic M. 1979 - The biostratigraphic significance of the Devonian pelagic Nowakiidae in Siberia (Yugoslavia). *Acad. Serbe sci. et arts, cl. sci. natur. math.*, 45 : 103-106.
- Wilson J.L. 1975 - Carbonate Facies in Geologic History. Springer-Verlag, 471 pp., Berlin.
- Yochelson E.L. et Lindemann H. 1986 - Considerations on systematic placement of the Styliolines (incertae sedis: Devonian). *Problematic Fossil Taxa*. Oxford University Press ed. : 45-58, New-York.
- Zagora K. 1964 - Tentaculiten aus dem thüringischen Devon. *Geologie*, 13, 10 : 1235-1273.
- Zagora K. 1984 - Zur Gattung *Nowakia* GÜRICH (Dacryoconarida) im thüringischen Devon; palökologisch-sedimentologische Aspekte. In : Beiträge zur allgemeinen und speziellen Paläontologie. *Freiberger Forschungshefte*, C 395, 4 : 5-10.

# PLANCHES

## PLANCHE 1

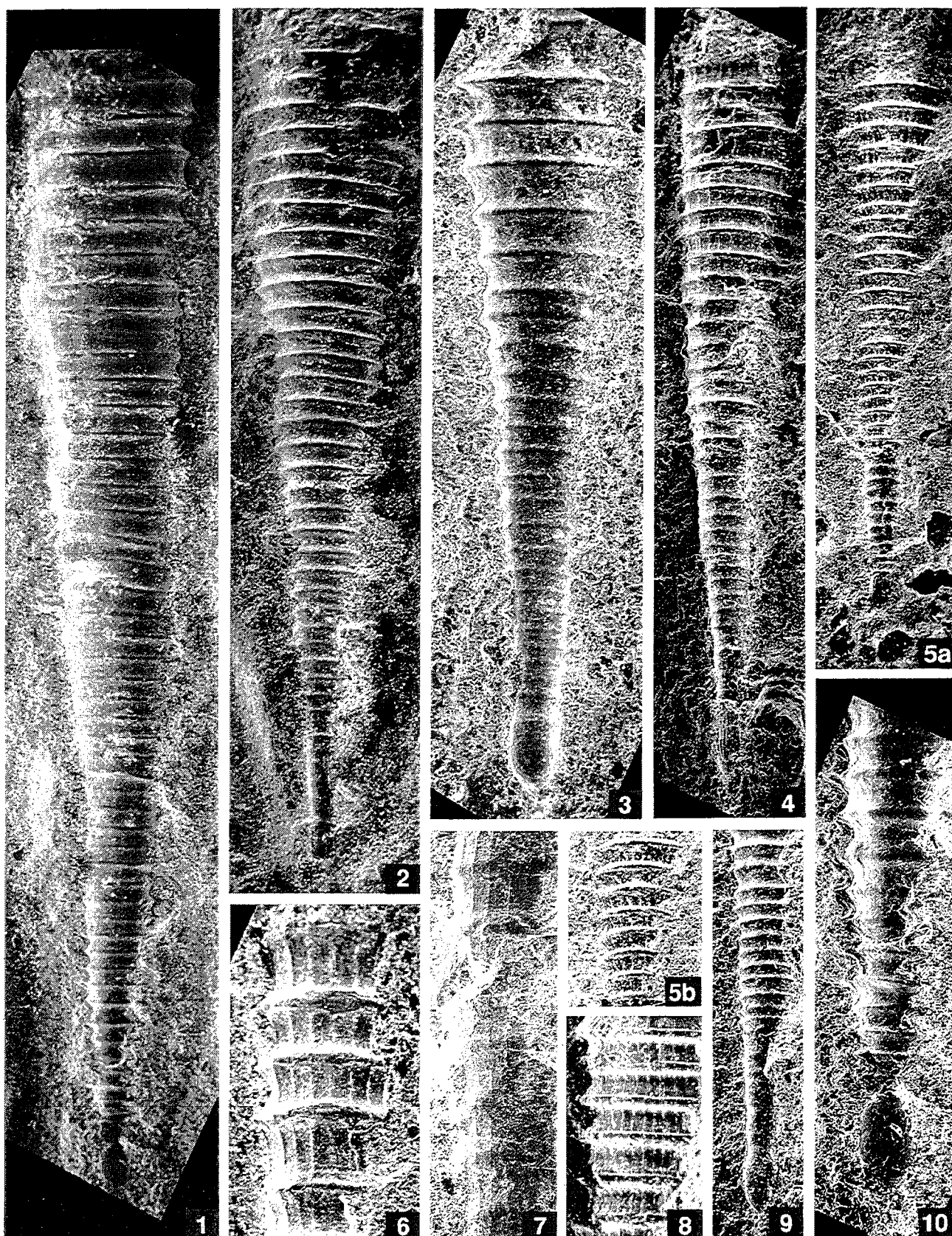
- 1 : (X 20), IGR 17533; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 97,65 m au dessus du banc 87.
- 2 : (X 20), IGR 17534; *Nowakia acuaria* s.str., spécimen à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 86 m au dessus du banc 87.
- 3 : (X 80), IGR 17535; *Nowakia acuaria* s.str., spécimen à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 4 : (X 80), IGR 17536; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 5 : (X 80), IGR 17537; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 6 : (X 20), IGR 17538; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 97,65 m au dessus du banc 87.
- 7 : (X 20), IGR 17539; *Peneauia biannulata*, coupe de Cerná rokle, niveau 97,65 m au dessus du banc 87.
- 8 : (X 80), IGR 17540; *Nowakia acuaria* s.str., spécimen à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 9a : (X 20), IGR 17541; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 14,50 m au dessus du banc 87; 9b : (X 40), détail des costules dans les intervalles V et VI.
- 10 : (X 40), IGR 17542; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 14,50 m au dessus du banc 87.
- 11 : (X 50), IGR 17542; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 33 m au dessus du banc 87.





## PLANCHE 2

- 1 : (X 50), IGR 17543; *Nowakia acuaria* s.str., spécimen à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 2 : (X 50), IGR 17544; *Nowakia acuaria* s.str., spécimen à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 3 : (X 80), IGR 17545; *Nowakia acuaria* s.str., spécimen à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 4 : (X 50), IGR 17546; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 14,50 m au dessus du banc 87.
- 5a : (X 50), IGR 17547; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 159 m au dessus du banc 87; 5b : (X 80), détail des costules dans les intervalles I-II.
- 6 : (X 100), IGR 17548; *Nowakia pragensis*, détail des costules dans l'intervalle II-III, coupe de Cerná rokle, niveau 33 m au dessus du banc 87.
- 7 : (X 100), IGR 17549; *Nowakia kabylica*, détail des costules dans l'intervalle III-IV, coupe de Cerná rokle, niveau 3 m au dessus du banc 87.
- 8 : (X 100), IGR 17550; *Nowakia acuaria* s.str., détail des costules dans l'intervalle III, coupe de Cerná rokle, niveau 159,50 m au dessus du banc 87.
- 9 : (X 50), IGR 17551; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 33 m au dessus du banc 87.
- 10 : (X 100), IGR 17552; *Nowakia acuaria* s.str., détail de la région apicale, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.

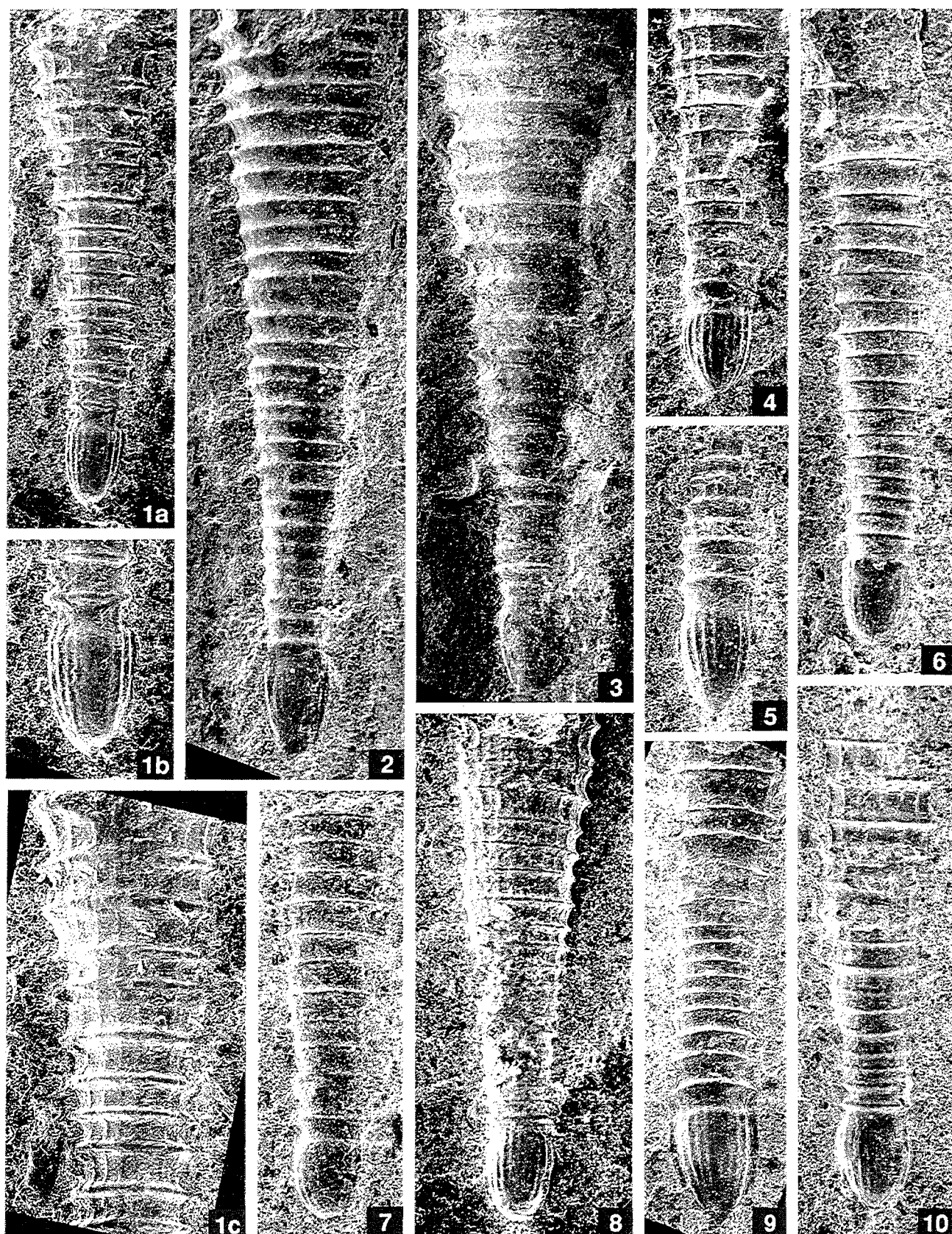


### PLANCHE 3

#### *Nowakia lata*

- 1a : (X 80), IGR 17501; holotype, coupe de Cerná rokle, niveau 97,65 m au dessus du banc 87; 1b : (X 120), détail de la chambre initiale pourvue de costules; 1c : (X 120), détail des costules dans les intervalles I et II.
- 2 : (X 80), IGR 17502; paratype, à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 97,65 m au dessus du banc 87.
- 3 : (X 80), IGR 17503; paratype, à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 97,65 m au dessus du banc 87.
- 4 : (X 80), IGR 17504; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 5 : (X 100), IGR 17505; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 36,80 m au dessus du banc 87.
- 6 : (X 80), IGR 17506; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 163 m au dessus du banc 87.
- 7 : (X 80), IGR 17507; autre spécimen, à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 163,30 m au dessus du banc 87.
- 8 : (X 80), IGR 17508; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.
- 9 : (X 100), IGR 17509; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 159,35 m au dessus du banc 87.
- 10 : (X 80), IGR 17510; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 91 m au dessus du banc 87.

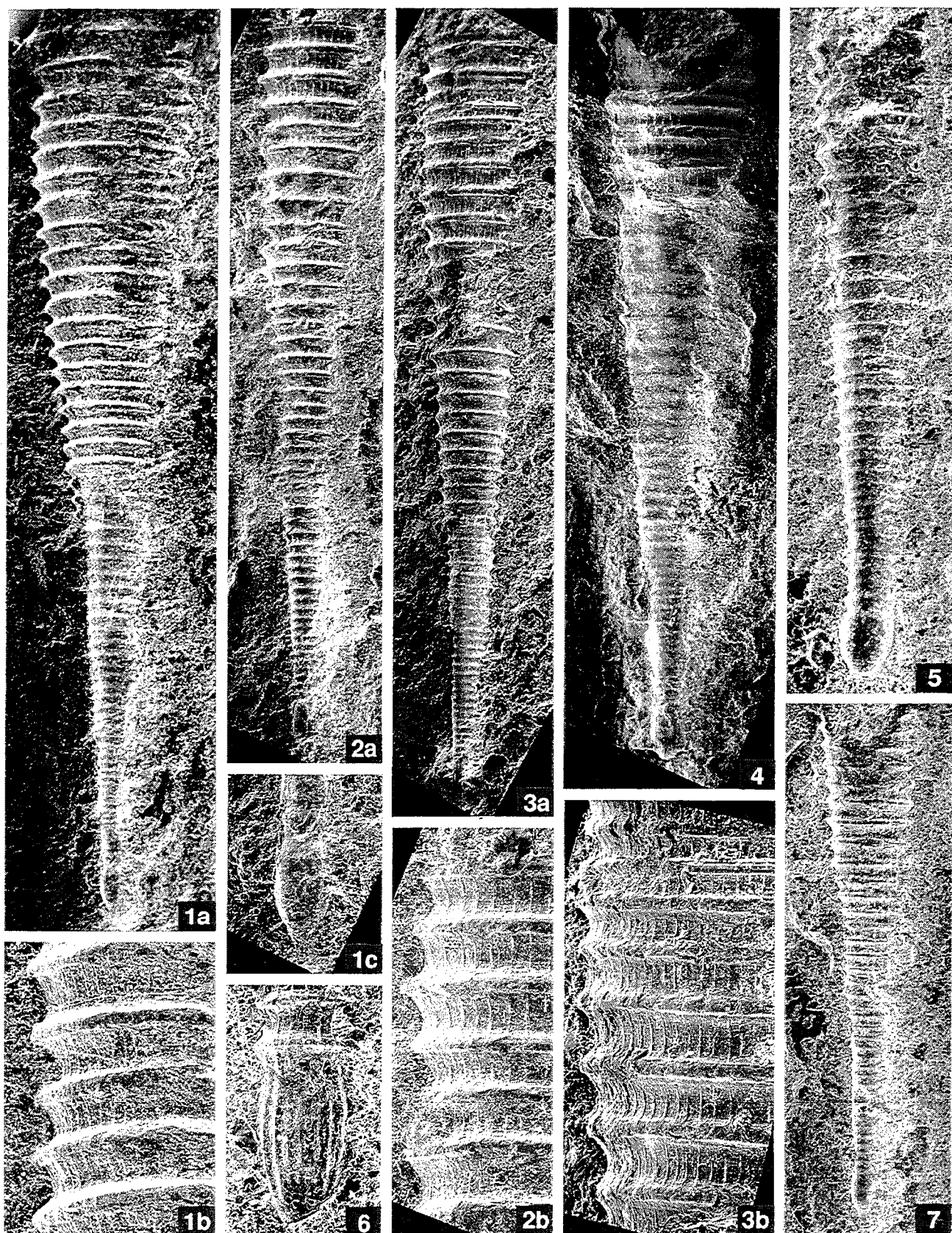




## PLANCHE 4

### *Nowakia multiannulata*

- 1a : (X 50), IGR 17511; holotype, coupe de Cerná rokle, niveau 142,30 m au dessus du banc 87; 1b : (X 120), détail des costules dans l'intervalle V; 1c : (X 120), détail de la chambre initiale.
- 2a : (X 50), IGR 17512; paratype, coupe de Cerná rokle, niveau 142,30 m au dessus du banc 87; 2b : (X 120), détail des costules dans l'intervalle V.
- 3a : (X 50), IGR 17513; paratype, coupe de Cerná rokle, niveau 142,30 m au dessus du banc 87; 3b : (X 120), détail des costules dans l'intervalle V.
- 4 : (X 50), IGR 17514; paratype, coupe de Cerná rokle, niveau 142,30 m au dessus du banc 87.
- 5 : (X 80), IGR 17515; autre spécimen, à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 159 m au dessus du banc 87.
- 6 : (X 200), IGR 17516; paratype, détail de la chambre initiale, coupe de Cerná rokle, niveau 142,30 m au dessus du banc 87.
- 7 : (X 50), IGR17517; paratype, coupe de Cerná rokle, niveau 142,30 m au dessus du banc 87.

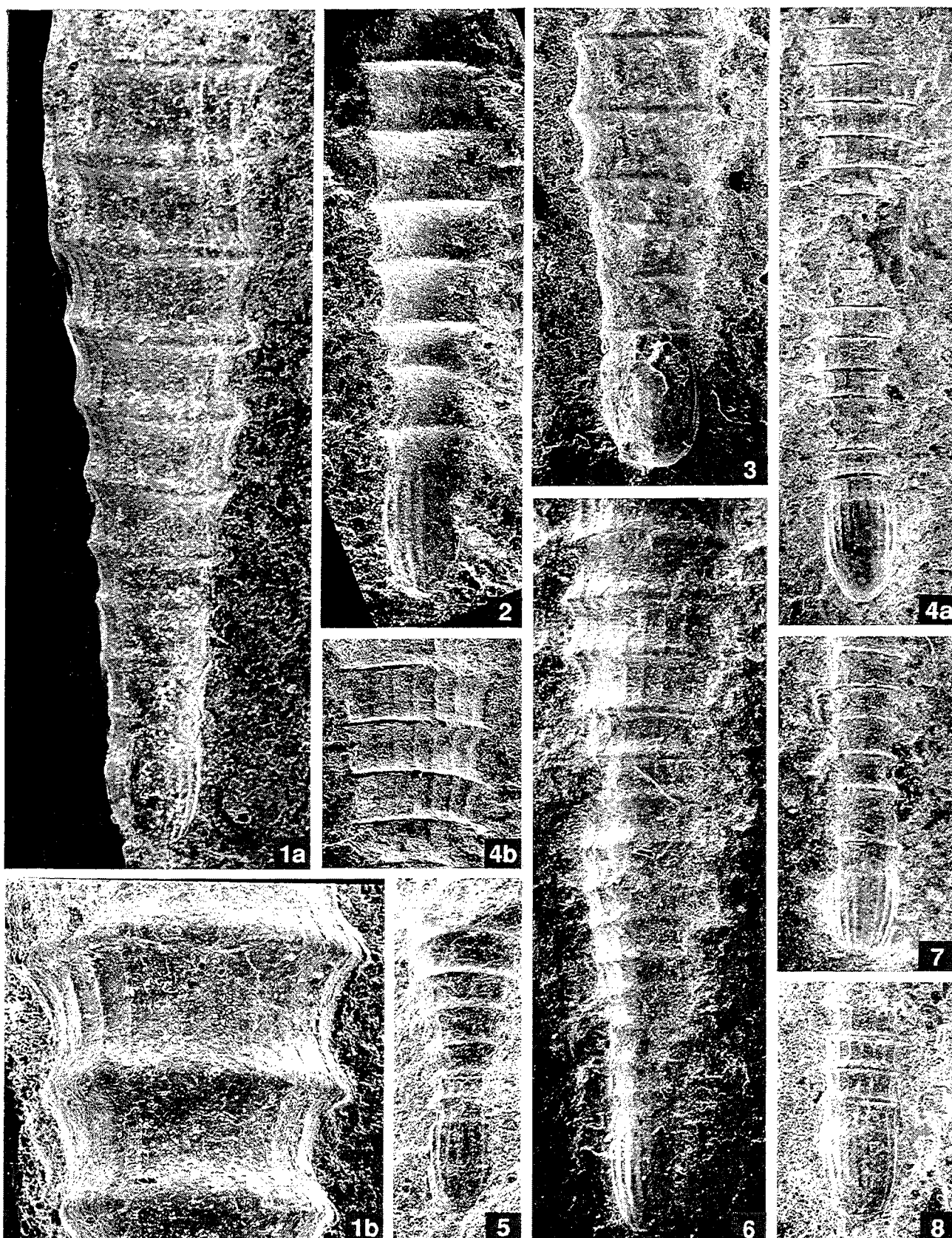


## PLANCHE 5

### *Nowakia ampla*

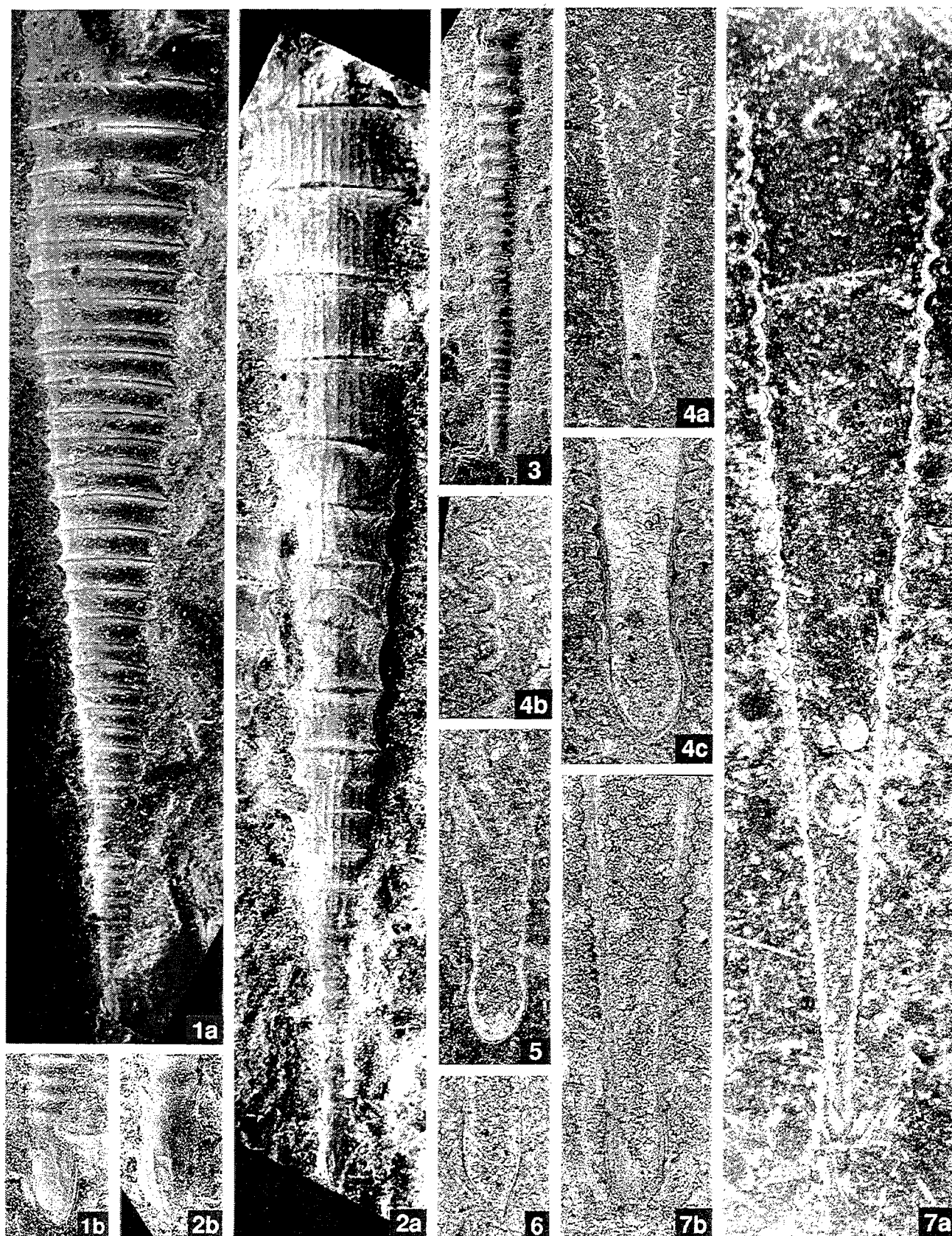
- 1a : (X 80), IGR 17518; holotype, coupe de Cerná rokle, niveau 163 m au dessus du banc 87; 1b : (X 120), détail des costules dans l'intervalle II.
- 2 : (X 80), IGR 17519; paratype, à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 163 m au dessus du banc 87.
- 3 : (X 80), IGR 17520; paratype, à l'état de moule interne, coupe de Cerná rokle, niveau 163 m au dessus du banc 87.
- 4a : (X 80), IGR 17521; paratype, coupe de Cerná rokle, niveau 163 m au dessus du banc 87; 4b : (X 120), détail des costules dans l'intervalle II.
- 5 : (X 80), IGR 17522; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 163,30 m au dessus du banc 87.
- 6 : (X 80), IGR 17523; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 150,70 m au dessus du banc 87.
- 7 : (X 80), IGR 17524; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 155 m au dessus du banc 87.
- 8 : (X 80), IGR 17525; autre spécimen, coupe de Cerná rokle, niveau 163,30 m au dessus du banc 87.





## PLANCHE 6

- 1a : (X 50), IGR 17526; *Nowakia acuaria* s.str., coupe de Cerná rokle, niveau 71,80 m au dessus du banc 87; 1b : (X 100), détail de la chambre initiale.
- 2a : (X 50), IGR 17527; *Nowakia pragensis*, coupe de Cerná rokle, niveau 8,20 m au dessus du banc 87; 2b : (X 100), détail de la chambre initiale.
- 3 : (X 50), IGR 17528; *Nowakia kabylica*, coupe de Cerná rokle, niveau 3 m au dessus du banc 87.
- 4a : (X 50), IGR 17529; *Nowakia lata*, section longitudinale, coupe de Cerná rokle, niveau 97,65 m au dessus du banc 87; 4b : (X 120), détail des anneaux dans l'intervalle II; 4c : (X 120), détail de la chambre initiale et des anneaux dans l'intervalle I.
- 5 : (X 50), IGR 17530; *Nowakia ampla*, section longitudinale, coupe de Cerná rokle, niveau 163 m au dessus du banc 87.
- 6 : (X 120), IGR 17531; *Nowakia kabylica*, section longitudinale de la chambre initiale, coupe de Cerná rokle, niveau 3 m au dessus du banc 87.
- 7a : (X 50), IGR 17532; *Nowakia multiannulata*, section longitudinale, coupe de Cerná rokle, niveau 142,30 m au dessus du banc 87; 7b : (X 120), détail de la chambre initiale et des anneaux dans l'intervalle I.

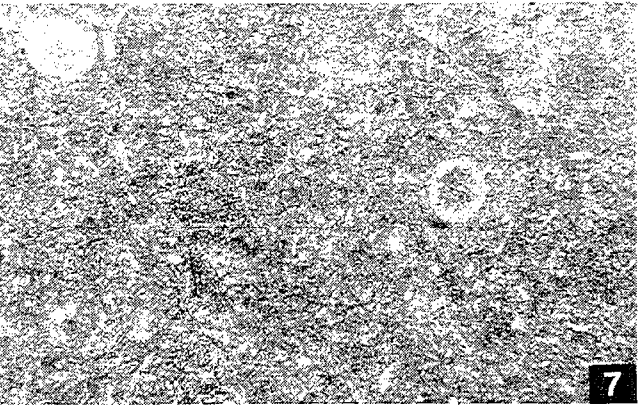
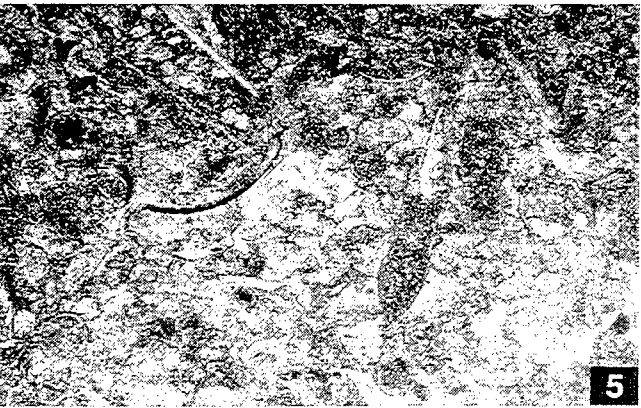
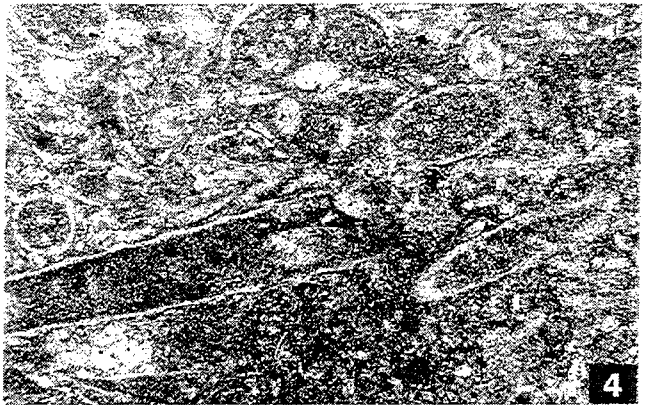
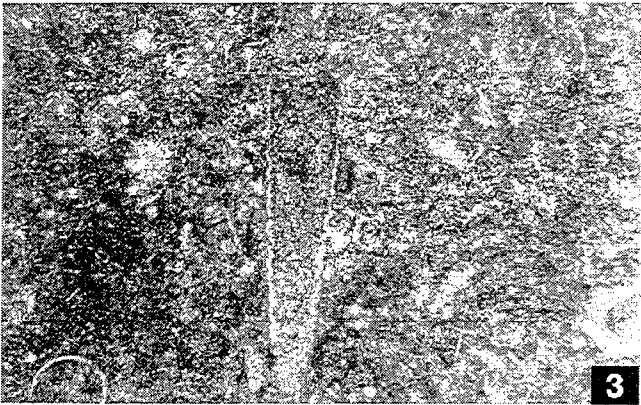
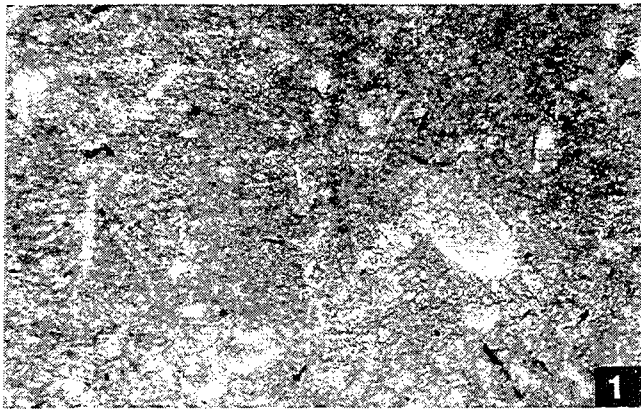


## PLANCHE 7

Exemples de microfaciès dans les différents niveaux de la coupe de Cerná rokle. Toutes les lames sont coupées perpendiculairement à la stratification et photographiées en lumière naturelle.

- 1 : (X 50) biomicrite, spécimens de *Dacryoconarides* coupés obliquement, banc 86.
- 2 : (X 50) biomicrite, détail des spicules triaxones des Spongiaires, banc 87.
- 3 : (X 50) biomicrite, spécimen de *Nowakia kabylca* coupé obliquement, niveau 3 m au dessus du banc 87.
- 4 : (X 50) biomicrite, spécimens de *Nowakia pragensis* coupés obliquement et transversalement, niveau 8,70 m au dessus du banc 87.
- 5 : (X 50) biomicrite, détail d'une chambre initiale de *Nowakia*, niveau 10,70 m au dessus du banc 87.
- 6 : (X 50) biomicrite, détail d'une spicule triaxone des Spongiaires, niveau 18,10 m au dessus du banc 87.
- 7 : (X 50) biomicrite, spécimens de *Dacryoconarides* coupés transversalement, niveau 29,30 m au dessus du banc 87.
- 8 : (X 50) biomicrite, spécimens de *Dacryoconarides* coupés obliquement, niveau 33 m au dessus du banc 87.

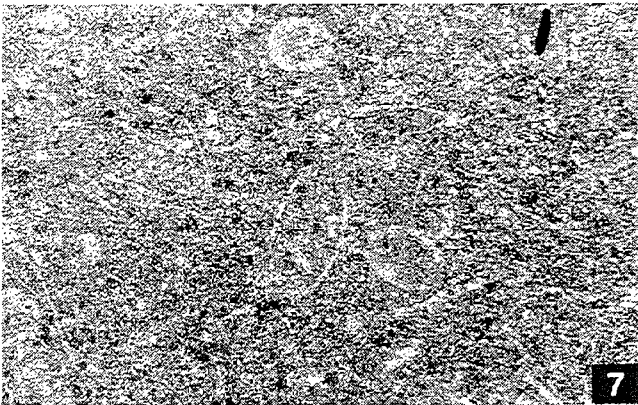
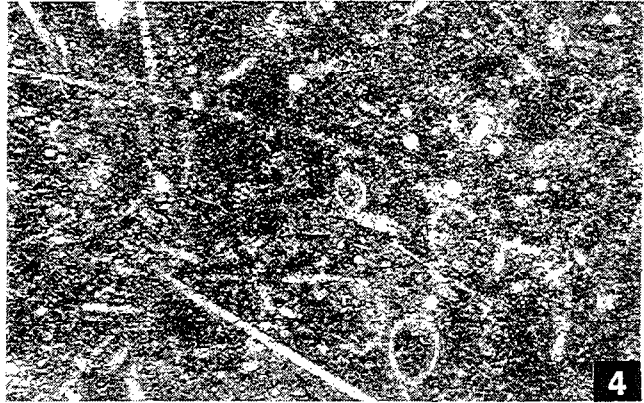
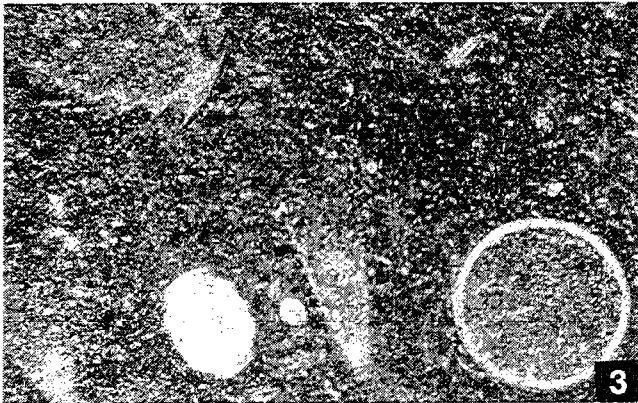
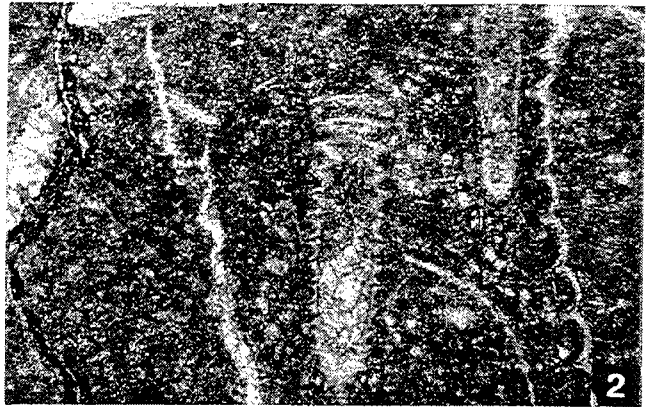
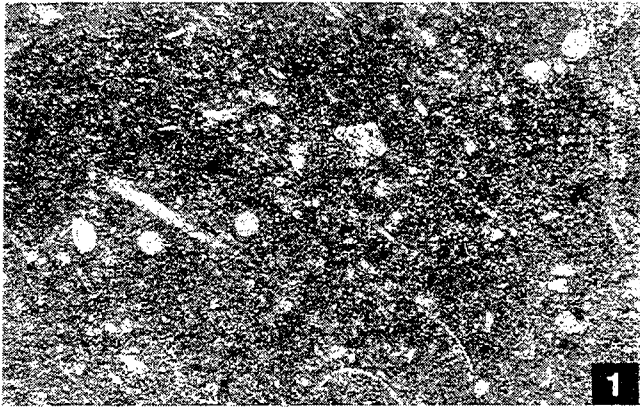




## PLANCHE 8

Exemples de microfaciès dans les différents niveaux de la coupe de Cerná rokle (niveaux repérés en mètres à partir du toit du banc 87). Toutes les lames sont coupées perpendiculairement à la stratification et photographiées en lumière naturelle.

- 1 : (X 50) biomicrite, niveau 69 m.
- 2 : (X 50) biomicrite, *Nowakia acuaria* s.str. coupé obliquement, niveau 71,80 m.
- 3 : (X 30) biomicrite, spécimens de *Nowakia* coupés obliquement et transversalement, niveau 91 m.
- 4 : (X 50) biomicrite à fins fragments fossiles, niveau 150,70 m.
- 5 : (X 50) biomicrite à nombreux fragments fossiles, niveau 154,20 m.
- 6 : (X 50) biomicrite à nombreux fragments fossiles, niveau 159 m.
- 7 : (X 50) biomicrite, spécimens de *Dacryoconarides* coupés obliquement et transversalement, niveau 160,30 m.
- 8 : (X 50) biomicrite, spécimens de *Dacryoconarides* coupés obliquement et transversalement, niveau 163,30.







## **ANNEXE**



	L (max)	L (min)	L (R)	L (s)	NAT (max)	NAT (min)	NAT (R)	NAT (s)	Id (max)	Id (min)	Id (R)	Id (s)	Lc (max)	Lc (min)	Lc (R)	Lc (s)	Ic (max)	Ic (min)
b82	1,14	0,90	1,013	0,1206	20	16	18,000	2,0000	0,17	0,15	0,160	0,0100	0,15	0,12	0,137	0,0153	0,07	0,06
b86	2,00	0,40	0,994	0,3715	34	6	17,753	6,9964	0,25	0,08	0,149	0,0365	0,20	0,12	0,176	0,0199	0,08	0,06
b87	2,00	0,36	1,124	0,4306	34	10	20,196	6,9830	0,22	0,09	0,148	0,0328	0,17	0,10	0,127	0,0146	0,10	0,05
3m	2,40	0,25	0,977	0,4315	38	3	19,365	7,6118	0,25	0,08	0,150	0,0362	0,25	0,10	0,127	0,0153	0,10	0,06
4,80 m	4,00	0,84	2,118	1,2327	37	11	24,600	11,1490	0,42	0,14	0,268	0,1064	0,20	0,17	0,186	0,0152	0,09	0,07
5 m	3,17	0,45	1,623	0,8500	40	9	22,143	9,6855	0,45	0,11	0,250	0,1082	0,19	0,14	0,177	0,0189	0,10	0,07
7,70 m	2,40	0,37	1,135	0,4163	25	7	14,842	4,0439	0,40	0,08	0,200	0,0690	0,25	0,15	0,192	0,0200	0,10	0,07
8,20 m	3,75	0,70	1,522	0,6777	36	8	16,549	5,5146	0,55	0,14	0,261	0,0902	0,25	0,16	0,199	0,0206	0,10	0,08
8,60 m	2,90	0,50	1,457	0,6408	27	7	15,868	5,0680	0,67	0,12	0,273	0,1284	0,25	0,17	0,197	0,0209	0,09	0,08
8,70 m	3,70	0,72	1,574	0,6044	33	10	16,761	4,4631	0,50	0,14	0,291	0,0894	0,25	0,17	0,199	0,0217	0,10	0,08
8,80 m	3,50	0,56	1,599	0,6768	35	6	18,133	6,0182	0,50	0,12	0,311	0,1179	0,25	0,16	0,195	0,0221	0,09	0,08
10,70 m	3,30	0,32	1,086	0,4831	34	4	14,246	5,2464	0,45	0,08	0,188	0,0667	0,25	0,16	0,199	0,0190	0,11	0,08
14,50 m	4,50	0,50	1,549	0,6814	51	6	23,883	7,8287	0,63	0,12	0,245	0,0915	0,25	0,15	0,192	0,0321	0,10	0,08
15,60 m	2,45	0,56	1,250	0,5923	34	7	20,846	7,8317	0,44	0,12	0,230	0,0849	0,30	0,16	0,201	0,0301	0,11	0,07
18,10 m	3,15	0,47	1,364	0,5916	37	5	17,781	6,3257	0,50	0,10	0,248	0,0993	0,27	0,15	0,214	0,0232	0,11	0,08
29,30 m	3,90	0,30	1,346	0,7388	37	3	17,689	6,7599	0,57	0,08	0,239	0,1119	0,27	0,17	0,201	0,0188	0,11	0,07
33 m	3,70	0,50	1,525	0,6194	41	8	23,108	7,2398	0,52	0,12	0,253	0,0869	0,25	0,16	0,198	0,0222	0,10	0,08
36,80 m	1,00	0,37	0,723	0,2848	16	5	11,250	5,1881	0,19	0,15	0,170	0,0231	0,25	0,22	0,243	0,0150	0,12	0,12
69 m	2,20	0,40	1,300	0,5880	30	4	19,929	8,4075	0,40	0,12	0,256	0,0994	0,25	0,19	0,195	0,0161	0,12	0,08
71,60 m	4,80	0,31	1,687	0,9749	66	6	26,330	12,0283	0,65	0,10	0,299	0,1371	0,25	0,15	0,185	0,0208	0,12	0,08
71,80 m	4,70	0,37	1,525	0,8816	58	6	23,316	10,0585	0,75	0,09	0,274	0,1208	0,22	0,14	0,175	0,0209	0,12	0,08
86 m	5,15	0,60	1,841	0,7637	52	11	29,427	8,6655	0,59	0,12	0,311	0,1017	0,22	0,12	0,165	0,0216	0,14	0,06
91 m	4,70	0,35	1,351	0,7903	56	5	22,218	10,3418	0,62	0,10	0,271	0,1078	0,25	0,15	0,182	0,0192	0,15	0,08
97,65 m	4,65	0,39	1,534	0,8513	62	6	25,949	12,3756	0,62	0,10	0,286	0,1144	0,25	0,14	0,179	0,0201	0,12	0,08
131 m	3,30	0,50	1,616	0,5923	53	6	33,079	9,0982	0,45	0,10	0,261	0,0814	0,25	0,10	0,150	0,0249	0,14	0,06
132,80 m	3,40	0,44	1,562	0,7161	60	9	31,475	11,1991	0,50	0,10	0,243	0,0876	0,21	0,14	0,176	0,0195	0,09	0,07
142,30 m	3,64	0,37	1,730	0,6981	57	8	35,260	10,5364	0,56	0,09	0,292	0,1092	0,20	0,11	0,156	0,0234	0,10	0,06
150,70 m	2,65	0,50	1,423	0,5185	45	6	27,382	7,7151	0,47	0,12	0,255	0,0781	0,25	0,12	0,148	0,0218	0,14	0,07
151,30 m	4,16	0,35	1,468	0,6690	57	7	28,226	8,8719	0,50	0,10	0,264	0,0949	0,19	0,12	0,146	0,0171	0,10	0,07
153,70 m	1,90	0,64	1,210	0,5131	37	17	25,100	7,5931	0,27	0,14	0,191	0,0453	0,17	0,14	0,149	0,0120	0,09	0,08
154,20 m	2,40	0,31	1,106	0,4906	45	6	23,978	8,8060	0,35	0,08	0,192	0,0613	0,19	0,12	0,141	0,0177	0,10	0,07
155 m	2,15	0,40	1,051	0,4256	40	4	20,400	8,2138	0,32	0,10	0,194	0,0546	0,27	0,12	0,164	0,0346	0,16	0,07
157,70 m	3,15	0,40	1,031	0,5134	46	6	20,093	9,4713	0,40	0,09	0,195	0,0654	0,37	0,12	0,170	0,0527	0,20	0,07
159 m	2,75	0,26	1,017	0,5002	41	5	21,305	8,5509	0,50	0,09	0,191	0,0797	0,29	0,10	0,139	0,0253	0,15	0,08
159,35 m	3,30	0,62	1,118	0,5666	49	14	24,800	8,0433	0,50	0,14	0,216	0,0750	0,19	0,12	0,136	0,0159	0,12	0,07
159,50 m	1,64	0,65	1,006	0,3914	35	10	20,000	8,2865	0,31	0,16	0,219	0,0545	0,19	0,14	0,152	0,0148	0,14	0,08
163 m	1,75	0,37	0,946	0,3211	23	3	9,545	4,7899	0,37	0,12	0,239	0,0513	0,37	0,19	0,265	0,0440	0,21	0,12
163,30 m	0,90	0,34	0,564	0,2378	12	3	6,200	3,5637	0,25	0,14	0,176	0,0462	0,25	0,17	0,214	0,0336	0,14	0,12

Tableau 1

Ic (s)	Ia (max)	Ia (min)	Ia (s)	I1 (s)	I1 (max)	I1 (min)	I1 (s)	I2 (max)	I2 (min)	I2 (s)	I3 (max)	I3 (min)	I3 (s)	I4 (max)	I4 (min)
0,063	0,0058	0,06	0,060	0,0000	0,12	0,11	0,117	0,0058	0,17	0,170	0,0000	0,00	0,000	0,00	0,00
0,065	0,0073	0,08	0,062	0,0047	0,14	0,11	0,118	0,0071	0,20	0,175	0,0132	0,25	0,208	0,0175	0,00
0,067	0,0092	0,08	0,064	0,0055	0,16	0,09	0,113	0,0108	0,20	0,157	0,0213	0,22	0,181	0,0193	0,00
0,071	0,0079	0,08	0,067	0,0059	0,15	0,10	0,121	0,0110	0,20	0,168	0,0168	0,25	0,200	0,0255	0,20
0,080	0,0071	0,08	0,074	0,0022	0,14	0,12	0,136	0,0089	0,24	0,198	0,0369	0,30	0,253	0,0503	0,37
0,083	0,0095	0,08	0,074	0,0019	0,14	0,11	0,122	0,0098	0,21	0,187	0,0197	0,31	0,267	0,0379	0,32
0,084	0,0068	0,09	0,075	0,0047	0,16	0,11	0,136	0,0129	0,25	0,210	0,0193	0,35	0,310	0,0337	0,37
0,087	0,0069	0,09	0,076	0,0033	0,19	0,12	0,148	0,0126	0,27	0,222	0,0206	0,37	0,296	0,0316	0,44
0,084	0,0057	0,09	0,076	0,0039	0,19	0,14	0,156	0,0178	0,32	0,247	0,0288	0,40	0,333	0,0427	0,47
0,082	0,0039	0,09	0,076	0,0033	0,17	0,14	0,149	0,0104	0,30	0,244	0,0282	0,44	0,343	0,0475	0,50
0,085	0,0063	0,11	0,077	0,0058	0,19	0,12	0,141	0,0144	0,27	0,211	0,0220	0,37	0,272	0,0363	0,42
0,087	0,0069	0,09	0,075	0,0036	0,17	0,12	0,139	0,0149	0,26	0,209	0,0241	0,37	0,279	0,0347	0,44
0,080	0,0092	0,11	0,074	0,0085	0,19	0,14	0,150	0,0133	0,27	0,223	0,0267	0,32	0,299	0,0248	0,40
0,087	0,0080	0,10	0,076	0,0037	0,19	0,12	0,146	0,0165	0,31	0,227	0,0250	0,37	0,313	0,0269	0,46
0,086	0,0077	0,10	0,077	0,0066	0,19	0,12	0,148	0,0147	0,30	0,228	0,0242	0,37	0,316	0,0353	0,50
0,089	0,0065	0,10	0,076	0,0044	0,20	0,12	0,143	0,0154	0,25	0,208	0,0141	0,35	0,282	0,0285	0,40
0,120	0,0000	0,10	0,100	0,0000	0,19	0,16	0,175	0,0212	0,00	0,000	0,0000	0,00	0,000	0,0000	0,00
0,089	0,0114	0,11	0,08	0,080	0,0112	0,17	0,157	0,0118	0,30	0,240	0,0316	0,35	0,319	0,0273	0,40
0,091	0,0084	0,11	0,077	0,0068	0,19	0,12	0,152	0,0147	0,31	0,230	0,0217	0,37	0,312	0,0231	0,45
0,091	0,0075	0,10	0,079	0,0066	0,20	0,12	0,157	0,0168	0,30	0,231	0,0237	0,37	0,313	0,0369	0,47
0,094	0,0099	0,11	0,074	0,0052	0,17	0,11	0,140	0,0148	0,26	0,222	0,0247	0,37	0,299	0,0328	0,50
0,100	0,0115	0,14	0,084	0,0120	0,22	0,14	0,173	0,0178	0,34	0,257	0,0270	0,44	0,338	0,0351	0,52
0,098	0,0098	0,12	0,077	0,0082	0,21	0,10	0,166	0,0177	0,31	0,247	0,0236	0,40	0,316	0,0333	0,45
0,076	0,0100	0,12	0,071	0,0067	0,19	0,10	0,130	0,0150	0,26	0,203	0,0205	0,35	0,274	0,0253	0,45
0,082	0,0043	0,08	0,074	0,0016	0,16	0,12	0,132	0,0132	0,22	0,199	0,0112	0,34	0,265	0,0328	0,40
0,085	0,0097	0,09	0,073	0,0029	0,16	0,11	0,136	0,0139	0,28	0,215	0,0212	0,37	0,300	0,0312	0,44
0,082	0,0101	0,14	0,075	0,0100	0,25	0,12	0,136	0,0179	0,31	0,215	0,0215	0,40	0,306	0,0297	0,42
0,081	0,0064	0,09	0,073	0,0032	0,17	0,11	0,134	0,0148	0,26	0,215	0,0244	0,37	0,297	0,0319	0,44
0,082	0,0042	0,08	0,072	0,0026	0,17	0,12	0,140	0,0163	0,22	0,200	0,0187	0,26	0,237	0,0321	0,00
0,084	0,0091	0,08	0,073	0,0024	0,17	0,11	0,139	0,0143	0,26	0,211	0,0242	0,32	0,259	0,0419	0,35
0,087	0,0185	0,16	0,077	0,00205	0,25	0,12	0,145	0,0244	0,25	0,208	0,0164	0,30	0,270	0,0228	0,32
0,091	0,0267	0,16	0,077	0,0081	0,241	0,20	0,146	0,0224	0,32	0,218	0,0312	0,29	0,270	0,0126	0,34
0,089	0,0110	0,16	0,077	0,0100	0,17	0,11	0,137	0,0153	0,29	0,217	0,0304	0,37	0,295	0,0435	0,44
0,085	0,0117	0,12	0,077	0,0102	0,16	0,11	0,143	0,0153	0,26	0,224	0,0247	0,29	0,275	0,0173	0,37
0,097	0,0194	0,11	0,077	0,0086	0,174	0,23	0,163	0,0320	0,25	0,235	0,0173	0,27	0,270	0,0000	0,00
0,159	0,0268	0,21	0,09	0,146	0,0288	0,31	0,226	0,0310	0,37	0,270	0,0496	0,37	0,370	0,0000	0,00
0,132	0,0110	0,14	0,12	0,128	0,0110	0,25	0,220	0,0424	0,00	0,000	0,0000	0,00	0,000	0,0000	0,00

Tableau 1

I4 (R)	I4 (s)	N1 (max)	N1 (min)	N1 (R)	N1 (s)	N2 (max)	N2 (min)	N2 (R)	N2 (s)	N3 (max)	N3 (min)	N3 (R)	N3 (s)	N4 (max)	N4 (min)	N4 (R)	N4 (s)
0,000	0,0000	12	12	12,000	0,0000	8	8	8,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000
0,000	0,0000	16	10	12,896	1,3916	10	6	8,600	1,0813	8	6	7,375	0,9161	0	0	0,000	0,0000
0,000	0,0000	16	10	13,167	1,1776	10	6	7,656	1,0035	8	5	6,167	0,9374	0	0	0,000	0,0000
0,197	0,0058	17	11	13,913	1,1930	11	6	8,902	1,1476	9	6	7,037	0,9398	6	5	5,333	0,5774
0,303	0,0764	14	10	11,000	1,7321	7	5	6,250	0,9574	6	5	5,333	0,5774	5	4	4,667	0,5774
0,320	0,0000	11	9	10,500	0,8387	8	5	6,667	1,2111	6	5	5,667	0,5774	6	6	6,000	0,0000
0,370	0,0000	13	9	10,514	0,9509	8	4	5,455	1,0108	5	3	4,000	0,8165	2	2	2,000	0,0000
0,373	0,0404	12	7	9,133	0,8814	8	3	5,284	0,9702	6	3	4,128	0,6561	5	2	3,381	0,6690
0,417	0,0431	11	8	9,412	0,8916	7	4	5,185	1,0014	4	2	3,333	0,6513	4	3	3,286	0,4880
0,427	0,0207	11	8	9,413	0,8049	6	3	4,865	0,7875	5	3	3,800	0,6156	4	2	3,167	0,7528
0,431	0,0612	12	8	10,102	0,8846	7	4	5,298	0,9536	7	3	4,074	1,0715	5	2	3,384	0,7680
0,334	0,0513	13	8	10,281	1,0824	8	4	5,833	0,9378	7	3	4,524	0,9687	6	2	3,286	1,3801
0,344	0,0420	14	10	12,355	0,9480	10	6	7,929	1,0065	8	5	6,281	0,7719	6	4	5,294	0,6860
0,340	0,0400	16	12	13,625	1,0135	9	6	7,917	0,9982	7	5	5,857	0,6900	6	5	5,250	0,5000
0,405	0,0345	15	8	11,000	1,2129	9	4	5,975	0,9868	7	2	4,727	0,9242	5	3	4,176	0,6359
0,391	0,0650	14	9	11,169	1,0393	9	4	6,093	1,1300	6	3	4,600	0,9403	5	3	3,769	0,8320
0,348	0,0310	17	10	12,662	1,3866	11	5	7,524	1,1339	7	5	5,667	0,7581	6	4	4,867	0,8338
0,000	0,0000	13	12	12,500	0,7071	0	0	0,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000
0,400	0,0000	14	11	12,538	0,8771	10	6	7,500	1,6036	7	5	5,714	0,7559	5	5	5,000	0,0000
0,387	0,0339	16	11	13,225	1,0796	11	5	7,973	1,0798	8	4	6,511	1,0140	7	4	5,519	1,0874
0,382	0,0512	16	11	12,670	1,0021	11	5	7,671	1,0936	8	4	5,923	1,2436	7	3	5,077	1,1286
0,367	0,0455	18	11	13,941	1,2334	11	6	8,129	1,1211	8	4	6,136	0,9263	7	4	5,378	0,7941
0,407	0,0468	16	10	12,844	1,2187	11	6	8,385	0,9835	9	4	6,514	1,0876	7	3	5,857	1,0042
0,381	0,0395	16	9	13,155	1,1749	11	7	8,805	1,0809	10	5	7,352	0,9713	9	5	6,587	0,8583
0,339	0,0340	19	11	16,394	1,1654	12	9	10,307	0,7772	10	7	8,119	0,7287	8	6	6,657	0,6835
0,325	0,0469	19	14	16,102	1,2134	12	8	10,318	0,9590	10	7	8,103	0,8170	9	5	7,000	1,3009
0,375	0,0361	20	14	17,549	1,4005	13	8	10,605	1,1205	10	6	7,721	0,8969	8	5	6,250	0,9373
0,347	0,0500	22	8	15,985	2,0267	12	5	8,692	1,3067	7	4	6,103	0,8170	7	5	5,667	0,7071
0,368	0,0353	19	13	16,373	1,2968	12	7	8,620	1,2227	9	4	6,429	1,0156	7	5	5,650	0,8127
0,000	0,0000	17	14	15,800	1,1353	10	8	9,200	0,8367	8	6	7,333	1,1547	0	0	0,000	0,0000
0,308	0,0387	19	14	15,835	1,3999	11	8	9,795	0,9042	8	6	7,563	0,6292	7	6	6,833	0,4082
0,307	0,0115	18	8	14,543	2,0824	11	7	8,750	1,1097	8	6	6,833	0,9832	7	6	6,333	0,5774
0,330	0,0141	18	6	14,154	3,1833	11	4	9,313	1,6215	8	6	7,333	0,8165	6	6	6,000	0,0000
0,380	0,0374	19	12	15,523	2,0961	13	6	9,067	1,6153	8	5	6,923	1,0377	7	5	6,000	1,0000
0,355	0,0212	20	13	16,429	1,9597	13	8	9,571	1,3425	8	7	7,250	0,5000	6	6	6,000	0,0000
0,000	0,0000	18	10	13,600	2,5033	11	8	9,750	1,2583	7	7	7,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000
0,000	0,0000	12	5	7,769	2,1412	8	3	6,125	1,7269	2	2	2,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000
0,000	0,0000	9	7	8,000	1,4142	0	0	0,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000	0	0	0,000	0,0000

Tableau 1

Tableau 2

	Lc (x)	Lc (s)	Lc (U)	lc (x)	lc (s)	lc (U)	ll (x)	ll (s)	ll (U)	N1 (x)	N1 (s)	N1 (U)
b82	0,135	0,0212	16	0,060	0,0000	0	0,120	0,0000	0	12,000	0,0000	0
b86	0,180	0,0181	10	0,066	0,0077	12	0,119	0,0054	5	12,459	1,3249	11
b87	0,128	0,0150	12	0,069	0,0091	13	0,113	0,0084	7	13,182	0,9580	7
3 m	0,129	0,0175	14	0,073	0,0079	11	0,123	0,0107	9	13,723	1,3312	10
4,80 m	0,200	0,0000	0	0,080	0,0000	0	0,140	0,0000	0	10,000	0,0000	0
5 m	0,190	0,0000	0	0,100	0,0000	0	-	-	-	-	-	-
7,70 m	0,197	0,0209	11	0,086	0,0072	8	0,138	0,0114	8	10,538	0,6602	6
8,20 m	0,198	0,0210	11	0,088	0,0075	9	0,149	0,0076	5	9,160	0,8000	9
8,60 m	0,202	0,0209	10	0,082	0,0040	5	0,151	0,0254	17	9,714	1,2536	13
8,70 m	0,207	0,0304	15	0,084	0,0073	9	0,153	0,0212	14	10,000	0,7071	7
8,80 m	0,202	0,0209	10	0,082	0,0044	5	0,153	0,0115	8	9,667	1,2309	13
10,70 m	0,199	0,0195	10	0,086	0,0064	7	0,140	0,0138	10	10,298	1,1396	11
14,50 m	0,193	0,0332	17	0,086	0,0067	8	0,137	0,0138	10	12,850	1,0400	8
15,60 m	0,199	0,0357	18	0,082	0,0098	12	0,153	0,0161	11	13,583	1,1645	9
18,10 m	0,218	0,0244	11	0,089	0,0093	10	0,147	0,0161	11	11,047	1,3085	12
29,30 m	0,200	0,0215	11	0,089	0,0088	10	0,148	0,0134	9	11,636	1,2168	10
33 m	0,200	0,0243	12	0,090	0,0076	8	0,146	0,0206	14	12,588	1,9704	16
36,80 m	0,243	0,0150	6	0,120	0,0000	0	0,175	0,0212	12	12,500	0,7071	6
69 m	0,200	0,0245	12	0,092	0,0160	17	0,160	0,0100	6	12,200	1,0954	9
71,60 m	0,193	0,0250	13	0,093	0,0096	10	0,154	0,0171	11	13,280	1,2083	9
71,80 m	0,172	0,0217	13	0,091	0,0061	7	0,157	0,0192	12	12,697	0,9180	7
86 m	0,175	0,0207	12	0,096	0,0070	7	0,143	0,0153	11	14,059	1,0880	8
91 m	0,185	0,0216	12	0,104	0,0134	13	0,173	0,0186	11	13,093	1,2431	9
97,65 m	0,184	0,0190	10	0,101	0,0095	9	0,169	0,0179	11	13,275	1,1845	9
131 m	0,158	0,0295	19	0,083	0,0145	17	0,139	0,0176	13	16,217	1,5062	9
132,80 m	0,178	0,0199	11	0,082	0,0039	5	0,135	0,0125	9	16,733	1,4865	9
142,30 m	0,161	0,0234	15	0,082	0,0073	9	0,131	0,0103	8	17,600	1,1832	7
150,70 m	0,153	0,0320	21	0,083	0,0101	12	0,138	0,0105	8	16,143	2,2823	14
151,30 m	0,142	0,0150	11	0,082	0,0070	9	0,134	0,0127	9	16,652	1,4336	9
153,70 m	0,150	0,0141	9	0,080	0,0000	0	0,144	0,0182	13	16,200	0,8367	5
154,20 m	0,146	0,0160	11	0,083	0,0074	9	0,137	0,0142	10	15,943	1,4940	9
155 m	0,178	0,0443	25	0,093	0,0246	26	0,151	0,0342	23	13,833	2,7706	20
157,70 m	0,176	0,0579	33	0,092	0,0250	27	0,149	0,0242	16	13,565	3,4089	25
159 m	0,142	0,0289	20	0,091	0,0120	13	0,133	0,0153	12	15,390	2,0479	13
159,35 m	0,135	0,0181	13	0,085	0,0127	15	0,146	0,0147	10	16,619	2,1558	13
159,50 m	0,158	0,0160	10	0,100	0,0219	22	0,172	0,0331	19	13,000	2,2804	18
163 m	0,272	0,0474	17	0,161	0,0277	17	0,229	0,0267	12	7,389	1,9745	27
163,30 m	0,214	0,0336	16	0,132	0,0110	8	0,220	0,0424	19	8,000	1,4142	18

Tableau 3

	Lc (x)	Lc (s)	Lc (U)	lc (x)	lc (s)	lc (U)	ll (x)	ll (s)	ll (U)	N1 (x)	N1 (s)	N1 (U)
b86	0,175	0,0207	12	0,065	0,0076	12	0,116	0,0106	9	13,375	1,4079	11
b87	0,120	0,0085	7	0,064	0,0051	8	0,112	0,0119	11	13,750	1,1382	8
3m	0,126	0,0105	8	0,067	0,0078	12	0,119	0,0123	10	13,926	0,8286	6
4,80 m	0,187	0,0153	8	0,077	0,0058	8	0,133	0,0115	9	11,667	2,0817	18
5 m	0,183	0,0115	6	0,083	0,0058	7	0,127	0,0115	9	10,667	0,5774	5
7,70 m	0,180	0,0245	14	0,078	0,0050	6	0,135	0,0191	14	10,000	0,8165	8
8,20 m	0,199	0,0174	9	0,086	0,0058	7	0,146	0,0131	9	9,205	0,8329	9
8,60 m	0,186	0,0100	5	0,080	0,0000	0	0,146	0,0090	6	9,250	0,7538	8
8,70 m	0,198	0,0207	10	0,082	0,0041	5	0,153	0,0160	10	9,350	0,8127	9
8,80 m	0,194	0,0215	11	0,082	0,0036	4	0,147	0,0099	7	10,296	0,7753	8
10,70 m	0,197	0,0180	9	0,083	0,0050	6	0,140	0,0121	9	10,286	1,0190	10
14,50 m	0,181	0,0308	17	0,089	0,0075	8	0,137	0,0162	12	12,156	0,8839	7
15,60 m	0,204	0,0230	11	0,079	0,0107	14	0,143	0,0049	3	13,429	0,5345	4
18,10 m	0,210	0,0217	10	0,086	0,0066	8	0,143	0,0162	11	11,159	1,3108	12
29,30 m	0,198	0,0177	9	0,084	0,0068	8	0,148	0,0159	11	10,800	0,8944	8
33 m	0,199	0,0239	12	0,088	0,0059	7	0,138	0,0146	11	12,567	1,3047	10
69 m	0,191	0,0038	2	0,087	0,0076	9	0,153	0,0125	8	12,571	0,5345	4
71,60 m	0,181	0,0177	10	0,091	0,0080	9	0,152	0,0142	9	13,133	1,0357	8
71,80 m	0,174	0,0224	13	0,090	0,0063	7	0,155	0,0167	11	12,564	1,0710	9
86 m	0,161	0,0212	13	0,094	0,0115	12	0,139	0,0148	11	13,712	1,1996	9
91 m	0,181	0,0164	9	0,097	0,0090	9	0,173	0,0181	10	12,514	1,1867	9
97,65 m	0,176	0,0201	11	0,096	0,0094	10	0,164	0,0167	10	13,091	1,2284	9
131 m	0,150	0,0233	16	0,075	0,0080	11	0,130	0,0138	11	16,358	1,0401	6
132,80 m	0,175	0,0210	12	0,082	0,0049	6	0,130	0,0131	10	15,828	1,0714	7
142,30 m	0,153	0,0237	15	0,086	0,0104	12	0,137	0,0150	11	17,541	1,5119	9
150,70 m	0,144	0,0166	12	0,082	0,0124	15	0,135	0,0243	18	15,828	2,2211	14
151,30 m	0,148	0,0170	11	0,080	0,0070	9	0,135	0,0153	11	16,143	1,3173	8
153,70 m	0,147	0,0116	8	0,083	0,0058	7	0,137	0,0153	11	15,333	1,1547	8
154,20 m	0,136	0,0182	13	0,089	0,0101	11	0,143	0,0153	11	15,188	1,1673	8
155 m	0,148	0,0075	5	0,082	0,0041	5	0,147	0,0175	12	14,667	1,5055	10
157,70 m	0,155	0,0084	5	0,082	0,0041	5	0,135	0,0122	9	15,833	1,4720	9
159 m	0,135	0,0190	14	0,086	0,0085	10	0,141	0,0150	11	14,385	1,8502	13
159,35 m	0,135	0,0100	7	0,085	0,0100	12	0,148	0,0096	6	16,250	1,7078	11
159,50 m	0,140	0,0000	0	0,110	0,0000	0	0,190	0,0000	0	11,000	0,0000	0

Tableau 4

Specimen	Lc	lc	la	l1	l2	N1	N2	Groupe	
7	0,14	0,07	0,06	0,12	0,16	15	10	A	
8	0,12	0,06	0,06	0,11	0,14	14	9	A	
10	0,12	0,06	0,06	0,10	0,14	13	9	A	
11	0,12	0,07	0,06	0,10	0,14	14	10	A	
12	0,12	0,07	0,07	0,12	0,16	14	7	A	
13	0,11	0,06	0,06	0,11	0,19	14	10	A	
17	0,11	0,06	0,06	0,11	0,14	14	6	A	
18	0,14	0,07	0,06	0,12	0,15	15	8	A	
19	0,12	0,07	0,06	0,11	0,16	15	10	A	
21	0,15	0,07	0,06	0,14	0,16	14	8	A	
22	0,12	0,06	0,06	0,14	0,19	14	10	A	
23	0,14	0,06	0,06	0,11	0,17	14	9	A	
25	0,12	0,07	0,06	0,11	0,19	14	9	A	
26	0,11	0,07	0,07	0,12	0,14	14	10	A	
27	0,12	0,07	0,06	0,11	0,16	15	9	A	
28	0,12	0,06	0,06	0,11	0,16	14	9	A	
29	0,12	0,07	0,06	0,11	0,16	13	9	A	
32	0,12	0,07	0,06	0,14	0,19	15	9	A	
33	0,12	0,06	0,06	0,12	0,16	15	7	A	
34	0,15	0,06	0,06	0,11	0,15	14	10	A	
36	0,12	0,06	0,06	0,12	0,19	14	9	A	
41	0,11	0,06	0,06	0,12	0,17	16	10	A	
42	0,12	0,06	0,06	0,11	0,17	16	9	A	
43	0,12	0,06	0,06	0,12	0,20	14	9	A	
44	0,12	0,06	0,06	0,11	0,16	14	10	A	
65	0,11	0,06	0,06	0,11	0,19	16	11	A	
66	0,12	0,06	0,06	0,12	0,19	14	8	A	
69	0,11	0,06	0,06	0,12	0,17	15	10	A	
71	0,12	0,06	0,06	0,12	0,20	14	10	A	
75	0,12	0,07	0,06	0,12	0,16	14	8	A	
78	0,12	0,06	0,06	0,12	0,15	14	8	A	
80	0,12	0,07	0,06	0,12	0,17	14	8	A	
81	0,19	0,09	0,08	0,15	0,22	9	4	B	
82	0,19	0,08	0,08	0,14	0,22	8	4	B	
83	0,17	0,08	0,08	0,15	0,22	9	5	B	
84	0,20	0,08	0,08	0,19	0,26	9	4	B	
85	0,22	0,09	0,08	0,19	0,25	8	4	B	
86	0,19	0,08	0,08	0,12	0,20	9	6	B	
87	0,19	0,09	0,08	0,17	0,21	9	5	B	
89	0,19	0,10	0,09	0,15	0,22	9	5	B	
90	0,22	0,09	0,08	0,15	0,22	8	5	B	
91	0,17	0,08	0,08	0,14	0,22	9	5	B	
92	0,19	0,10	0,08	0,17	0,25	9	5	B	
93	0,20	0,10	0,08	0,15	0,25	9	5	B	
94	0,21	0,08	0,08	0,14	0,20	10	7	B	
95	0,19	0,09	0,08	0,14	0,22	8	5	B	
96	0,19	0,09	0,08	0,17	0,26	10	5	B	
97	0,17	0,09	0,08	0,14	0,22	10	6	B	
98	0,17	0,08	0,08	0,15	0,25	10	5	B	
99	0,20	0,08	0,08	0,16	0,24	9	4	B	
100	0,25	0,10	0,09	0,16	0,20	9	4	B	
102	0,21	0,10	0,08	0,14	0,19	11	7	B	
103	0,22	0,10	0,08	0,16	0,24	8	5	B	
129	0,19	0,08	0,08	0,14	0,25	10	4	B	
135	0,21	0,08	0,08	0,14	0,22	9	5	B	
137	0,20	0,09	0,08	0,15	0,22	9	5	B	
138	0,19	0,09	0,08	0,15	0,22	9	4	B	
139	0,19	0,08	0,08	0,14	0,22	9	6	B	
140	0,19	0,09	0,08	0,17	0,27	8	3	B	
141	0,19	0,09	0,08	0,14	0,20	11	6	B	
142	0,22	0,09	0,08	0,14	0,20	9	6	B	
144	0,19	0,09	0,08	0,14	0,20	9	5	B	
145	0,20	0,08	0,08	0,14	0,20	10	6	B	
146	0,17	0,08	0,08	0,15	0,25	10	5	B	
162	0,16	0,10	0,08	0,16	0,21	13	7	C	
163	0,17	0,09	0,07	0,12	0,20	14	9	C	
164	0,16	0,09	0,08	0,12	0,25	12	8	C	
165	0,15	0,10	0,08	0,14	0,19	14	9	C	
167	0,17	0,09	0,07	0,15	0,21	14	7	C	
169	0,17	0,09	0,07	0,12	0,20	13	7	C	
170	0,16	0,09	0,07	0,15	0,25	13	7	C	
171	0,19	0,11	0,08	0,15	0,21	13	9	C	
172	0,17	0,09	0,07	0,14	0,20	15	9	C	
184	0,12	0,08	0,07	0,14	0,22	14	8	C	



Tableau 4

189	0,15	0,09	0,08	0,14	0,21	13	7	C
190	0,16	0,08	0,07	0,14	0,20	14	9	C
191	0,15	0,10	0,07	0,12	0,19	13	7	C
192	0,17	0,10	0,08	0,14	0,19	15	9	C
194	0,18	0,10	0,08	0,14	0,24	13	7	C
195	0,17	0,10	0,08	0,12	0,25	15	9	C
197	0,16	0,10	0,08	0,14	0,20	15	9	C
201	0,17	0,10	0,08	0,14	0,26	14	8	C
204	0,12	0,08	0,08	0,12	0,25	13	8	C
205	0,14	0,10	0,08	0,15	0,25	14	7	C
208	0,19	0,11	0,09	0,14	0,25	13	9	C
209	0,15	0,10	0,08	0,12	0,19	14	9	C
210	0,16	0,10	0,07	0,12	0,25	14	8	C
213	0,16	0,10	0,09	0,12	0,20	14	8	C
216	0,16	0,10	0,08	0,17	0,25	13	9	C
217	0,17	0,10	0,08	0,12	0,19	14	7	C
222	0,19	0,11	0,08	0,15	0,25	14	8	C
225	0,14	0,09	0,08	0,14	0,26	13	6	C
227	0,17	0,10	0,08	0,14	0,21	15	9	C
228	0,17	0,10	0,08	0,14	0,22	14	9	C
231	0,15	0,09	0,08	0,12	0,25	13	8	C
236	0,19	0,10	0,09	0,14	0,24	15	8	C
237	0,12	0,08	0,07	0,14	0,17	19	9	D
238	0,19	0,12	0,10	0,17	0,22	19	10	D
239	0,12	0,08	0,08	0,14	0,17	19	11	D
240	0,12	0,08	0,07	0,14	0,20	19	11	D
244	0,16	0,10	0,09	0,14	0,16	19	9	D
245	0,12	0,08	0,07	0,14	0,22	19	10	D
246	0,14	0,08	0,07	0,14	0,19	19	11	D
241	0,14	0,08	0,08	0,15	0,20	19	10	D
242	0,14	0,09	0,08	0,12	0,16	19	11	D
243	0,14	0,09	0,08	0,14	0,22	19	11	D
265	0,22	0,12	0,12	0,19	0,24	9	6	E
266	0,25	0,14	0,14	0,19	0,22	11	7	E
267	0,20	0,10	0,10	0,17	0,22	11	6	E
268	0,19	0,10	0,09	0,19	0,27	12	8	E
269	0,22	0,12	0,12	0,22	0,27	9	7	E
271	0,25	0,16	0,14	0,21	0,25	10	7	E
272	0,22	0,15	0,14	0,20	0,22	10	8	E
273	0,21	0,14	0,12	0,22	0,27	10	7	E
270	0,25	0,12	0,12	0,19	0,25	10	6	E
274	0,25	0,16	0,12	0,22	0,22	9	8	E
247	0,25	0,18	0,18	0,25	0,29	7	4	F
248	0,27	0,15	0,16	0,22	0,27	8	5	F
249	0,25	0,14	0,14	0,21	0,22	8	6	F
251	0,31	0,19	0,19	0,25	0,32	5	4	F
252	0,26	0,14	0,14	0,25	0,27	6	4	F
253	0,31	0,19	0,19	0,25	0,32	5	6	F
254	0,31	0,19	0,16	0,27	0,30	5	4	F
255	0,35	0,19	0,16	0,22	0,29	6	4	F
256	0,25	0,15	0,14	0,22	0,25	7	4	F
258	0,25	0,14	0,14	0,22	0,24	8	6	F
260	0,31	0,19	0,17	0,28	0,30	7	4	F
262	0,25	0,16	0,15	0,22	0,24	6	5	F
250	0,27	0,19	0,19	0,31	0,37	5	3	F
257	0,25	0,16	0,15	0,22	0,31	6	5	F
259	0,25	0,15	0,14	0,20	0,26	8	7	F
261	0,25	0,16	0,15	0,22	0,26	8	5	F
263	0,34	0,17	0,16	0,25	0,29	5	4	F
264	0,24	0,14	0,14	0,25	0,30	7	5	F
280	0,16	0,09	0,08	0,15	0,24	13	10	G
281	0,14	0,08	0,08	0,12	0,19	14	9	G
282	0,14	0,08	0,08	0,14	0,19	16	9	G
283	0,15	0,08	0,07	0,14	0,19	15	10	G
284	0,19	0,09	0,08	0,15	0,19	16	10	G
285	0,19	0,08	0,08	0,12	0,19	17	11	G
286	0,19	0,08	0,08	0,12	0,22	15	10	G
287	0,19	0,08	0,08	0,14	0,19	17	12	G
288	0,20	0,08	0,08	0,14	0,21	17	12	G

Tableau 5

Specimen	Lc	lc	la	l1	l2	N1	N2	Groupe
1	0,17	0,08	0,08	0,12	0,17	14	6	A
2	0,12	0,08	0,08	0,12	0,16	16	11	A
3	0,12	0,08	0,08	0,12	0,16	15	8	A
4	0,12	0,07	0,06	0,12	0,19	15	8	A
5	0,12	0,08	0,07	0,12	0,19	15	9	A
6	0,12	0,08	0,08	0,12	0,16	14	10	A
7	0,12	0,06	0,06	0,10	0,19	14	10	A
8	0,12	0,07	0,07	0,11	0,17	13	8	A
9	0,12	0,07	0,06	0,10	0,16	15	10	A
10	0,14	0,07	0,06	0,11	0,17	16	11	A
11	0,14	0,07	0,06	0,12	0,16	15	10	A
12	0,12	0,06	0,06	0,11	0,14	14	9	A
13	0,14	0,08	0,06	0,12	0,16	16	10	A
14	0,12	0,06	0,06	0,10	0,14	13	9	A
15	0,12	0,07	0,06	0,10	0,14	14	10	A
16	0,12	0,07	0,07	0,12	0,16	14	7	A
17	0,11	0,06	0,06	0,11	0,19	14	10	A
18	0,12	0,07	0,06	0,12	0,17	13	9	A
19	0,14	0,08	0,07	0,11	0,14	14	8	A
20	0,14	0,08	0,07	0,14	0,20	13	7	A
21	0,11	0,06	0,06	0,11	0,14	14	6	A
22	0,14	0,07	0,06	0,12	0,15	15	8	A
23	0,12	0,07	0,06	0,11	0,16	15	10	A
24	0,14	0,07	0,06	0,14	0,19	13	10	A
25	0,15	0,07	0,06	0,14	0,16	14	8	A
26	0,12	0,07	0,06	0,11	0,19	14	9	A
27	0,11	0,07	0,07	0,12	0,14	14	10	A
28	0,12	0,07	0,06	0,11	0,16	15	9	A
29	0,12	0,06	0,06	0,11	0,16	14	9	A
30	0,12	0,07	0,06	0,11	0,16	13	9	A
31	0,12	0,07	0,07	0,12	0,14	15	8	A
32	0,14	0,07	0,07	0,12	0,17	15	9	A
33	0,14	0,08	0,07	0,12	0,17	12	8	A
34	0,12	0,07	0,06	0,14	0,19	15	9	A
35	0,15	0,06	0,06	0,11	0,15	14	10	A
36	0,14	0,08	0,07	0,14	0,16	12	9	A
37	0,12	0,08	0,06	0,11	0,17	17	10	A
38	0,12	0,06	0,06	0,12	0,19	14	9	A
39	0,14	0,08	0,07	0,12	0,17	13	9	A
40	0,12	0,07	0,07	0,14	0,19	13	9	A
41	0,14	0,06	0,06	0,12	0,19	13	9	A
42	0,11	0,06	0,06	0,12	0,17	16	10	A
43	0,12	0,06	0,06	0,11	0,17	16	9	A
44	0,12	0,06	0,06	0,12	0,20	14	9	A
45	0,12	0,06	0,06	0,11	0,16	14	10	A
46	0,12	0,08	0,08	0,12	0,16	13	8	A
47	0,14	0,07	0,07	0,14	0,16	15	11	A
48	0,12	0,07	0,07	0,12	0,16	14	7	A
49	0,15	0,09	0,08	0,14	0,16	14	9	A
50	0,12	0,07	0,06	0,11	0,19	14	10	A
51	0,14	0,08	0,07	0,12	0,16	13	9	A
52	0,14	0,07	0,06	0,11	0,17	14	9	A
53	0,12	0,06	0,06	0,12	0,17	14	8	A
54	0,12	0,07	0,07	0,11	0,17	14	8	A
55	0,14	0,07	0,07	0,11	0,16	14	10	A
56	0,12	0,06	0,06	0,12	0,16	13	8	A
57	0,12	0,06	0,06	0,10	0,14	16	11	A
58	0,12	0,06	0,06	0,12	0,14	14	8	A
59	0,12	0,06	0,06	0,11	0,16	14	9	A
60	0,12	0,06	0,06	0,10	0,14	14	9	A
61	0,14	0,07	0,07	0,10	0,16	14	9	A
62	0,12	0,07	0,07	0,12	0,19	14	9	A
63	0,12	0,06	0,06	0,12	0,16	13	8	A
64	0,12	0,07	0,07	0,11	0,16	14	11	A
65	0,12	0,06	0,06	0,12	0,17	16	8	A
66	0,12	0,07	0,07	0,12	0,20	14	9	A
67	0,11	0,06	0,06	0,11	0,19	16	11	A
68	0,12	0,06	0,06	0,12	0,19	14	8	A
69	0,12	0,07	0,07	0,12	0,19	13	8	A
70	0,12	0,08	0,08	0,12	0,16	13	9	A

Tableau 5

71	0,12	0,07	0,07	0,12	0,15	15	10	A
72	0,14	0,07	0,07	0,12	0,16	13	9	A
73	0,11	0,06	0,06	0,12	0,17	15	10	A
74	0,12	0,06	0,06	0,12	0,20	14	10	A
75	0,12	0,07	0,07	0,11	0,16	15	10	A
76	0,12	0,07	0,07	0,11	0,16	14	9	A
77	0,12	0,07	0,06	0,12	0,17	13	9	A
78	0,12	0,07	0,06	0,12	0,16	14	8	A
79	0,12	0,07	0,07	0,12	0,17	13	8	A
80	0,12	0,08	0,07	0,11	0,15	13	9	A
81	0,12	0,07	0,07	0,12	0,19	14	9	A
82	0,12	0,07	0,07	0,12	0,16	13	7	A
83	0,12	0,07	0,07	0,12	0,15	14	9	A
84	0,12	0,06	0,06	0,12	0,15	14	8	A
85	0,14	0,08	0,07	0,14	0,17	14	8	A
86	0,12	0,07	0,06	0,12	0,17	14	8	A
87	0,19	0,09	0,08	0,15	0,22	9	4	B
88	0,19	0,08	0,08	0,14	0,22	8	4	B
89	0,17	0,08	0,08	0,15	0,22	9	5	B
90	0,20	0,08	0,08	0,19	0,26	9	4	B
91	0,22	0,09	0,08	0,19	0,25	8	4	B
92	0,19	0,08	0,08	0,12	0,20	9	6	B
93	0,19	0,09	0,08	0,17	0,21	9	5	B
94	0,22	0,09	0,08	0,14	0,22	9	5	B
95	0,19	0,10	0,09	0,15	0,22	9	5	B
96	0,22	0,09	0,08	0,15	0,22	8	5	B
97	0,17	0,08	0,08	0,14	0,22	9	5	B
98	0,19	0,10	0,08	0,17	0,25	9	5	B
99	0,20	0,10	0,08	0,15	0,25	9	5	B
100	0,21	0,08	0,08	0,14	0,20	10	7	B
101	0,19	0,09	0,08	0,14	0,22	8	5	B
102	0,19	0,09	0,08	0,17	0,26	10	5	B
103	0,17	0,09	0,08	0,14	0,22	10	6	B
104	0,17	0,08	0,08	0,15	0,25	10	5	B
105	0,20	0,08	0,08	0,16	0,24	9	4	B
106	0,25	0,10	0,09	0,16	0,20	9	4	B
107	0,19	0,10	0,08	0,15	0,21	11	7	B
108	0,21	0,10	0,08	0,14	0,19	11	7	B
109	0,22	0,10	0,08	0,16	0,24	8	5	B
110	0,19	0,08	0,08	0,15	0,25	9	5	B
111	0,19	0,08	0,08	0,14	0,20	11	8	B
112	0,24	0,09	0,08	0,15	0,22	9	6	B
113	0,19	0,08	0,08	0,16	0,22	9	5	B
114	0,20	0,09	0,08	0,16	0,21	8	5	B
115	0,19	0,09	0,08	0,16	0,25	9	5	B
116	0,17	0,08	0,08	0,15	0,21	9	6	B
117	0,21	0,09	0,08	0,14	0,24	9	5	B
118	0,25	0,09	0,08	0,16	0,20	9	6	B
119	0,19	0,09	0,08	0,14	0,25	9	6	B
120	0,17	0,09	0,08	0,15	0,25	9	5	B
121	0,19	0,08	0,08	0,12	0,25	10	5	B
122	0,20	0,10	0,09	0,15	0,20	9	6	B
123	0,19	0,08	0,08	0,15	0,22	9	6	B
124	0,19	0,09	0,08	0,17	0,25	9	5	B
125	0,22	0,09	0,08	0,15	0,22	9	5	B
126	0,20	0,09	0,08	0,16	0,20	8	5	B
127	0,20	0,08	0,08	0,14	0,20	9	7	B
128	0,20	0,08	0,08	0,14	0,21	9	4	B
129	0,19	0,08	0,08	0,15	0,20	10	5	B
130	0,20	0,08	0,08	0,15	0,22	8	6	B
131	0,19	0,08	0,08	0,15	0,25	10	4	B
132	0,25	0,09	0,08	0,14	0,25	9	5	B
133	0,19	0,08	0,08	0,14	0,20	9	5	B
134	0,20	0,08	0,08	0,15	0,25	9	5	B
135	0,19	0,08	0,08	0,14	0,25	10	4	B
136	0,19	0,09	0,08	0,14	0,20	8	5	B
137	0,20	0,08	0,08	0,17	0,25	9	4	B
138	0,22	0,09	0,08	0,14	0,20	8	5	B
139	0,25	0,09	0,08	0,14	0,25	7	5	B
140	0,24	0,10	0,08	0,17	0,22	9	6	B
141	0,21	0,08	0,08	0,14	0,22	9	5	B

Tableau 5

142	0,21	0,08	0,08	0,15	0,24	11	6	B
143	0,20	0,09	0,08	0,15	0,22	9	5	B
144	0,19	0,09	0,08	0,15	0,22	9	4	B
145	0,19	0,08	0,08	0,14	0,22	9	6	B
146	0,19	0,09	0,08	0,17	0,27	8	3	B
147	0,19	0,09	0,08	0,14	0,20	11	6	B
148	0,22	0,09	0,08	0,14	0,20	9	6	B
149	0,20	0,09	0,08	0,14	0,20	10	8	B
150	0,19	0,09	0,08	0,14	0,20	9	5	B
151	0,20	0,08	0,08	0,14	0,20	10	6	B
152	0,17	0,08	0,08	0,15	0,25	10	5	B
153	0,22	0,09	0,08	0,12	0,20	11	7	B
154	0,19	0,08	0,08	0,14	0,22	10	4	B
155	0,21	0,09	0,08	0,15	0,20	10	5	B
156	0,25	0,09	0,08	0,15	0,24	8	4	B
157	0,21	0,10	0,08	0,14	0,24	9	4	B
158	0,17	0,09	0,08	0,15	0,21	10	6	B
159	0,19	0,09	0,08	0,15	0,20	8	6	B
160	0,19	0,08	0,08	0,17	0,25	8	6	B
161	0,19	0,09	0,08	0,12	0,21	9	5	B
162	0,25	0,09	0,09	0,15	0,20	8	5	B
163	0,19	0,09	0,08	0,15	0,20	8	4	B
164	0,21	0,08	0,07	0,12	0,21	9	6	B
165	0,19	0,08	0,08	0,15	0,22	8	4	B
166	0,21	0,08	0,08	0,14	0,25	8	5	B
167	0,19	0,09	0,08	0,14	0,19	12	6	B
168	0,20	0,08	0,08	0,14	0,19	12	5	B
169	0,19	0,08	0,08	0,14	0,19	12	6	B
170	0,21	0,09	0,08	0,14	0,20	12	5	B
171	0,15	0,08	0,07	0,16	0,22	14	11	C
172	0,15	0,06	0,07	0,12	0,25	15	9	C
173	0,19	0,10	0,07	0,14	0,19	14	9	C
174	0,15	0,09	0,07	0,14	0,24	15	9	C
175	0,17	0,10	0,08	0,16	0,25	15	8	C
176	0,17	0,09	0,08	0,12	0,18	16	9	C
177	0,20	0,10	0,09	0,19	0,25	12	8	C
178	0,19	0,08	0,08	0,15	0,22	14	7	C
179	0,16	0,09	0,08	0,17	0,22	12	8	C
180	0,15	0,09	0,08	0,14	0,19	14	10	C
181	0,19	0,09	0,08	0,14	0,21	14	9	C
182	0,19	0,09	0,08	0,16	0,27	13	8	C
183	0,14	0,09	0,08	0,14	0,24	15	6	C
184	0,19	0,10	0,09	0,16	0,25	13	8	C
185	0,20	0,10	0,09	0,15	0,22	12	9	C
186	0,16	0,10	0,09	0,19	0,25	14	8	C
187	0,19	0,10	0,10	0,14	0,22	13	9	C
188	0,19	0,10	0,08	0,15	0,20	12	8	C
189	0,19	0,09	0,08	0,15	0,25	11	6	C
190	0,17	0,09	0,09	0,17	0,26	11	7	C
191	0,19	0,10	0,08	0,19	0,34	14	8	C
192	0,19	0,10	0,09	0,17	0,30	15	9	C
193	0,15	0,10	0,08	0,15	0,22	12	10	C
194	0,20	0,11	0,08	0,17	0,25	14	10	C
195	0,20	0,10	0,09	0,16	0,25	12	9	C
196	0,19	0,09	0,09	0,19	0,26	14	9	C
197	0,19	0,11	0,10	0,16	0,25	12	9	C
198	0,20	0,11	0,09	0,17	0,26	12	9	C
199	0,17	0,10	0,08	0,17	0,25	13	8	C
200	0,19	0,11	0,09	0,20	0,31	13	7	C
201	0,21	0,10	0,09	0,19	0,27	12	8	C
202	0,16	0,08	0,08	0,19	0,24	13	9	C
203	0,15	0,10	0,08	0,19	0,26	13	8	C
204	0,19	0,10	0,08	0,17	0,29	13	8	C
205	0,19	0,10	0,08	0,19	0,30	12	8	C
206	0,17	0,10	0,08	0,17	0,24	14	8	C
207	0,19	0,08	0,09	0,15	0,24	13	9	C
208	0,16	0,10	0,08	0,15	0,22	13	9	C
209	0,20	0,09	0,08	0,15	0,25	12	9	C
210	0,19	0,09	0,08	0,17	0,25	14	10	C
211	0,19	0,10	0,08	0,15	0,26	13	9	C
212	0,19	0,10	0,08	0,15	0,26	14	8	C

Tableau 5

213	0,20	0,11	0,09	0,20	0,31	13	8	C
214	0,19	0,09	0,09	0,16	0,25	14	11	C
215	0,19	0,09	0,08	0,17	0,24	13	10	C
216	0,19	0,10	0,09	0,16	0,25	13	9	C
217	0,19	0,10	0,08	0,17	0,31	15	9	C
218	0,16	0,08	0,08	0,16	0,24	12	9	C
219	0,17	0,09	0,08	0,17	0,25	13	8	C
220	0,19	0,10	0,09	0,16	0,25	12	8	C
221	0,16	0,09	0,08	0,16	0,26	14	9	C
222	0,15	0,10	0,08	0,16	0,24	13	8	C
223	0,15	0,10	0,09	0,19	0,25	13	9	C
224	0,15	0,08	0,08	0,15	0,21	15	10	C
225	0,15	0,08	0,08	0,19	0,25	12	8	C
226	0,19	0,11	0,08	0,19	0,30	11	7	C
227	0,20	0,09	0,08	0,17	0,27	11	7	C
228	0,16	0,09	0,08	0,21	0,30	12	7	C
229	0,19	0,08	0,08	0,17	0,30	11	7	C
230	0,19	0,10	0,09	0,20	0,27	12	7	C
231	0,19	0,09	0,09	0,17	0,26	12	6	C
232	0,19	0,10	0,09	0,20	0,32	10	7	C
233	0,19	0,11	0,10	0,22	0,31	11	7	C
234	0,19	0,11	0,11	0,19	0,27	11	7	C
235	0,20	0,10	0,08	0,19	0,27	11	8	C
236	0,19	0,08	0,08	0,19	0,22	11	8	C
237	0,19	0,10	0,07	0,14	0,24	14	11	C
238	0,19	0,11	0,09	0,17	0,24	14	10	C
239	0,17	0,08	0,07	0,14	0,24	15	9	C
240	0,19	0,09	0,08	0,19	0,26	13	7	C
241	0,15	0,09	0,08	0,15	0,25	14	8	C
242	0,19	0,11	0,10	0,15	0,25	12	8	C
243	0,15	0,09	0,08	0,15	0,22	14	9	C
244	0,17	0,10	0,08	0,15	0,24	12	8	C
245	0,19	0,11	0,09	0,19	0,27	14	9	C
246	0,15	0,09	0,09	0,17	0,24	14	10	C
247	0,15	0,08	0,08	0,16	0,22	12	9	C
248	0,16	0,10	0,09	0,16	0,25	14	11	C
249	0,14	0,09	0,07	0,16	0,24	14	8	C
250	0,19	0,11	0,09	0,16	0,25	14	9	C
251	0,19	0,11	0,10	0,16	0,22	13	8	C
252	0,15	0,09	0,08	0,15	0,22	14	9	C
253	0,16	0,10	0,09	0,16	0,25	13	9	C
254	0,22	0,11	0,11	0,19	0,29	13	9	C
255	0,19	0,11	0,09	0,15	0,24	12	8	C
256	0,19	0,10	0,10	0,16	0,27	13	9	C
257	0,16	0,09	0,08	0,16	0,25	14	10	C
258	0,17	0,09	0,08	0,16	0,24	12	8	C
259	0,19	0,10	0,08	0,19	0,29	13	9	C
260	0,19	0,09	0,08	0,17	0,22	14	10	C
261	0,19	0,09	0,08	0,16	0,25	13	7	C
262	0,19	0,10	0,08	0,15	0,25	14	8	C
263	0,19	0,09	0,08	0,15	0,22	13	9	C
264	0,19	0,10	0,08	0,17	0,25	13	9	C
265	0,15	0,10	0,08	0,17	0,24	13	8	C
266	0,15	0,09	0,08	0,15	0,21	14	10	C
267	0,19	0,10	0,09	0,19	0,25	13	9	C
268	0,16	0,10	0,08	0,16	0,22	13	8	C
269	0,17	0,09	0,08	0,16	0,25	13	9	C
270	0,19	0,10	0,08	0,15	0,22	14	10	C
271	0,15	0,08	0,08	0,15	0,22	13	8	C
272	0,17	0,09	0,08	0,15	0,22	14	9	C
273	0,19	0,09	0,08	0,15	0,25	13	8	C
274	0,19	0,10	0,08	0,16	0,25	11	7	C
275	0,17	0,10	0,09	0,16	0,26	11	7	C
276	0,15	0,09	0,08	0,15	0,22	11	8	C
277	0,19	0,10	0,10	0,20	0,26	11	7	C
278	0,19	0,10	0,08	0,17	0,26	11	7	C
279	0,21	0,11	0,09	0,19	0,29	11	7	C
280	0,19	0,10	0,08	0,17	0,28	11	8	C
281	0,16	0,09	0,08	0,18	0,31	12	7	C
282	0,19	0,10	0,09	0,19	0,25	10	8	C
283	0,19	0,10	0,10	0,15	0,25	11	8	C

Tableau 5

284	0,19	0,09	0,08	0,20	0,30	11	8	C
285	0,19	0,09	0,08	0,16	0,27	12	7	C
286	0,15	0,10	0,08	0,16	0,21	16	11	D
287	0,19	0,11	0,10	0,17	0,22	19	10	D
288	0,12	0,08	0,07	0,14	0,20	19	11	D
289	0,10	0,08	0,07	0,15	0,21	17	10	D
290	0,14	0,08	0,07	0,12	0,19	18	10	D
291	0,16	0,10	0,09	0,14	0,16	19	9	D
292	0,14	0,08	0,07	0,14	0,19	19	11	D
293	0,15	0,10	0,08	0,12	0,19	18	10	D
294	0,15	0,08	0,08	0,14	0,21	15	11	D
295	0,19	0,09	0,08	0,15	0,21	16	11	D
296	0,16	0,09	0,07	0,12	0,20	16	11	D
297	0,15	0,09	0,08	0,14	0,22	18	11	D
298	0,16	0,10	0,08	0,15	0,21	16	11	D
299	0,14	0,08	0,08	0,15	0,24	16	11	D
300	0,19	0,10	0,09	0,17	0,24	15	11	D
301	0,17	0,09	0,08	0,16	0,22	15	11	D
302	0,12	0,08	0,06	0,12	0,19	18	12	D
303	0,12	0,07	0,06	0,14	0,22	17	11	D
304	0,12	0,06	0,06	0,12	0,19	17	11	D
305	0,14	0,09	0,07	0,14	0,21	15	11	D
306	0,12	0,06	0,06	0,10	0,19	17	10	D
307	0,14	0,08	0,06	0,12	0,16	17	10	D
308	0,12	0,07	0,07	0,12	0,21	17	10	D
309	0,17	0,08	0,06	0,12	0,21	18	11	D
310	0,14	0,07	0,07	0,14	0,21	17	10	D
311	0,15	0,08	0,07	0,12	0,24	18	11	D
312	0,14	0,07	0,07	0,11	0,16	17	11	D
313	0,14	0,08	0,07	0,14	0,25	17	12	D
314	0,19	0,08	0,07	0,14	0,19	17	11	D
315	0,16	0,09	0,07	0,14	0,19	17	9	D
316	0,12	0,09	0,07	0,14	0,26	17	11	D
317	0,15	0,08	0,08	0,14	0,25	17	11	D
318	0,15	0,07	0,06	0,12	0,22	17	10	D
319	0,12	0,07	0,07	0,14	0,20	17	11	D
320	0,19	0,09	0,08	0,14	0,20	17	10	D
321	0,15	0,08	0,08	0,12	0,20	17	12	D
322	0,16	0,08	0,07	0,12	0,20	16	10	D
323	0,19	0,08	0,08	0,14	0,17	16	12	D
324	0,20	0,09	0,08	0,12	0,20	17	12	D
325	0,17	0,08	0,08	0,14	0,21	16	10	D
326	0,16	0,08	0,08	0,12	0,17	17	10	D
327	0,19	0,08	0,08	0,12	0,19	16	11	D
328	0,16	0,08	0,08	0,14	0,20	16	11	D
329	0,17	0,10	0,09	0,16	0,28	17	11	D
330	0,14	0,09	0,07	0,12	0,23	18	10	D
331	0,14	0,08	0,07	0,14	0,25	18	12	D
332	0,16	0,08	0,07	0,15	0,19	17	11	D
333	0,15	0,08	0,07	0,12	0,20	20	11	D
334	0,16	0,09	0,07	0,11	0,22	17	11	D
335	0,15	0,09	0,08	0,15	0,20	18	11	D
336	0,15	0,09	0,08	0,12	0,22	18	9	D
337	0,15	0,10	0,08	0,14	0,22	18	10	D
338	0,14	0,09	0,08	0,15	0,20	18	11	D
339	0,16	0,09	0,08	0,14	0,24	18	11	D
340	0,14	0,09	0,08	0,12	0,16	18	11	D
341	0,11	0,08	0,07	0,14	0,20	18	11	D
342	0,12	0,08	0,07	0,14	0,20	19	12	D
343	0,17	0,09	0,08	0,14	0,22	18	12	D
344	0,17	0,08	0,07	0,12	0,22	17	10	D
345	0,15	0,09	0,07	0,12	0,19	18	12	D
346	0,14	0,09	0,08	0,14	0,22	18	11	D
347	0,12	0,07	0,07	0,12	0,19	22	12	D
348	0,12	0,08	0,07	0,12	0,19	17	11	D
349	0,17	0,10	0,08	0,14	0,21	18	8	D
350	0,14	0,08	0,07	0,12	0,19	19	12	D
351	0,16	0,08	0,07	0,12	0,20	17	10	D
352	0,12	0,07	0,07	0,12	0,20	17	9	D
353	0,14	0,08	0,07	0,12	0,24	18	8	D
354	0,14	0,08	0,07	0,12	0,17	17	9	D

Tableau 5

355	0,14	0,09	0,07	0,12	0,20	16	10	D
356	0,16	0,08	0,07	0,15	0,22	16	10	D
357	0,12	0,08	0,08	0,15	0,19	17	10	D
358	0,15	0,10	0,08	0,14	0,20	17	10	D
359	0,14	0,08	0,08	0,14	0,19	17	11	D
360	0,19	0,10	0,08	0,15	0,21	15	11	D
361	0,14	0,08	0,08	0,12	0,20	16	10	D
362	0,15	0,08	0,08	0,14	0,19	16	10	D
363	0,14	0,08	0,08	0,12	0,19	18	11	D
364	0,17	0,08	0,07	0,12	0,21	18	11	D
365	0,14	0,08	0,07	0,12	0,21	17	11	D
366	0,14	0,10	0,09	0,14	0,21	18	10	D
367	0,15	0,08	0,09	0,15	0,25	17	10	D
368	0,12	0,09	0,08	0,12	0,19	18	13	D
369	0,15	0,08	0,07	0,12	0,22	18	11	D
395	0,22	0,12	0,12	0,19	0,24	9	6	E
396	0,25	0,14	0,14	0,19	0,22	11	7	E
397	0,20	0,12	0,10	0,17	0,22	11	6	E
398	0,19	0,12	0,09	0,19	0,27	12	8	E
399	0,22	0,12	0,12	0,22	0,27	9	7	E
400	0,25	0,12	0,12	0,19	0,25	10	6	E
401	0,25	0,16	0,14	0,21	0,25	10	7	E
402	0,22	0,15	0,14	0,20	0,22	10	8	E
403	0,21	0,14	0,12	0,22	0,27	10	7	E
404	0,25	0,16	0,12	0,22	0,22	9	8	E
405	0,22	0,12	0,10	0,16	0,22	12	7	E
406	0,25	0,12	0,10	0,19	0,27	13	8	E
407	0,25	0,12	0,11	0,17	0,27	13	7	E
408	0,25	0,12	0,11	0,16	0,26	14	7	E
409	0,20	0,12	0,09	0,17	0,22	12	6	E
410	0,22	0,14	0,11	0,17	0,24	11	7	E
411	0,21	0,14	0,12	0,20	0,26	11	7	E
412	0,19	0,12	0,10	0,20	0,27	11	6	E
413	0,25	0,15	0,14	0,19	0,28	11	7	E
414	0,20	0,12	0,10	0,19	0,30	10	6	E
415	0,20	0,12	0,10	0,19	0,31	11	7	E
416	0,19	0,14	0,12	0,19	0,28	14	7	E
417	0,16	0,14	0,12	0,19	0,30	11	6	E
418	0,22	0,12	0,11	0,19	0,30	12	8	E
419	0,19	0,12	0,09	0,17	0,26	12	7	E
420	0,19	0,12	0,10	0,16	0,27	13	7	E
421	0,20	0,12	0,11	0,19	0,28	13	7	E
422	0,20	0,12	0,11	0,20	0,25	13	8	E
423	0,21	0,12	0,09	0,16	0,25	12	9	E
424	0,22	0,12	0,12	0,19	0,25	12	10	E
425	0,19	0,12	0,10	0,19	0,25	13	10	E
426	0,25	0,12	0,10	0,16	0,22	11	8	E
427	0,19	0,12	0,11	0,19	0,30	9	6	E
428	0,19	0,12	0,11	0,17	0,24	14	9	E
429	0,19	0,12	0,10	0,19	0,25	12	9	E
430	0,19	0,12	0,09	0,15	0,24	13	7	E
431	0,21	0,12	0,10	0,19	0,28	11	7	E
432	0,22	0,12	0,10	0,17	0,26	12	8	E
433	0,22	0,12	0,09	0,21	0,31	11	7	E
434	0,20	0,12	0,12	0,21	0,31	9	6	E
435	0,19	0,12	0,12	0,16	0,24	13	7	E
436	0,19	0,14	0,11	0,23	0,30	11	6	E
370	0,25	0,18	0,18	0,25	0,30	7	4	F
371	0,27	0,15	0,16	0,22	0,28	8	5	F
372	0,25	0,14	0,14	0,21	0,26	8	6	F
373	0,27	0,19	0,19	0,31	0,37	5	3	F
374	0,31	0,19	0,19	0,25	0,32	5	4	F
375	0,26	0,14	0,14	0,25	0,27	6	4	F
376	0,31	0,19	0,19	0,25	0,34	5	4	F
377	0,31	0,19	0,16	0,27	0,30	5	4	F
378	0,35	0,19	0,16	0,22	0,32	6	4	F
379	0,25	0,15	0,14	0,22	0,28	7	4	F
380	0,25	0,16	0,15	0,22	0,31	6	5	F
381	0,25	0,14	0,14	0,22	0,28	8	6	F
382	0,25	0,15	0,14	0,20	0,26	8	7	F
383	0,31	0,19	0,17	0,28	0,32	7	5	F

Tableau 5

384	0,25	0,16	0,15	0,22	0,26	8	5	F
385	0,25	0,16	0,15	0,22	0,28	6	5	F
386	0,34	0,17	0,16	0,25	0,29	5	4	F
387	0,24	0,14	0,14	0,25	0,32	7	5	F
388	0,20	0,14	0,14	0,25	0,31	8	5	F
389	0,25	0,14	0,14	0,19	0,30	8	5	F
390	0,27	0,16	0,14	0,25	0,31	8	5	F
391	0,32	0,20	0,15	0,20	0,32	6	4	F
392	0,31	0,16	0,15	0,20	0,30	6	5	F
393	0,37	0,16	0,16	0,20	0,31	6	4	F
394	0,31	0,16	0,16	0,20	0,32	6	5	F
437	0,16	0,09	0,08	0,15	0,24	13	10	G
438	0,14	0,08	0,08	0,12	0,19	14	9	G
439	0,14	0,08	0,08	0,14	0,19	16	9	G
440	0,15	0,08	0,07	0,14	0,19	15	10	G
441	0,19	0,09	0,08	0,15	0,19	16	10	G
442	0,19	0,08	0,08	0,12	0,19	17	11	G
443	0,19	0,08	0,08	0,12	0,22	15	10	G
444	0,19	0,08	0,08	0,14	0,19	17	12	G
445	0,20	0,08	0,08	0,14	0,21	17	12	G



Tableau 6

Sample	<i>N. kabylica</i>	<i>N. pragensis</i>	<i>N. acuarua</i>	<i>N. lata</i>	<i>N. multiann.</i>	<i>N. ampla</i>	<i>Nowakia</i>	<i>Styliolina</i>	<i>Guerichina</i>	<i>Dacryoconarids</i>
	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g	sp/1 000 g
B82	2	0	0	0	0	0	2	4	0	6
B86	70	0	0	0	0	0	70	3	0	73
B87 (4.20m)	43	0	0	0	0	0	43	0	0	43
3,00	153	2	0	0	0	0	155	0	0	155
4,80	5	20	0	0	0	0	25	30	0	55
5,00	1	8	0	0	0	0	9	17	0	26
7,70	1	27	0	0	0	0	28	26	0	54
8,20	0	73	0	0	0	0	73	20	0	93
8,60	0	25	0	0	0	0	25	27	0	52
8,70	0	25	0	0	0	0	25	36	0	61
8,80	0	37	1	0	0	0	38	60	0	98
10,70	0	152	12	0	0	0	164	0	0	164
14,50	0	0	45	0	0	0	45	0	0	45
15,60	0	0	15	0	0	0	15	1	0	16
18,10	0	35	40	0	0	0	75	0	0	75
29,30	0	11	44	0	0	0	55	0	0	55
33,00	0	2	48	0	0	0	50	7	0	57
36,80	0	0	0	4	0	0	4	30	0	34
69,00	0	0	12	1	0	0	13	2	0	15
71,60	0	0	160	2	2	0	164	20	0	184
71,80	0	0	224	2	2	0	228	6	0	234
86,00	0	0	123	1	5	0	129	0	0	129
91,00	0	0	190	17	2	0	209	0	0	209
97,65	0	0	176	14	7	0	197	0	0	197
131,00	0	0	23	1	50	0	74	0	3	77
132,80	0	0	45	0	65	0	111	5	2	118
142,30	0	0	40	0	120	0	160	0	0	160
150,70	0	0	81	0	35	4	120	5	0	125
151,30	0	0	106	0	57	0	163	5	0	168
153,70	0	0	40	0	17	0	57	23	0	80
154,20	0	0	57	0	24	0	81	27	9	117
155,00	0	0	65	1	6	7	79	4	25	108
157,70	0	0	62	0	16	8	86	6	0	92
159,00	0	0	45	1	17	0	63	2	24	89
159,35	0	0	37	2	23	0	62	10	42	114
159,50	0	0	20	3	3	0	26	20	41	87
160,30	0	0	0	0	0	0	0	2	28	30
163,00	0	0	0	7	0	15	22	10	62	94
163,30	0	0	0	3	0	2	5	33	76	114

Tableau 7

Sample	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
B82	2,3	26,7
B83	2,3	26,6
B84	2,3	25,9
B86	2,4	26,8
B87 (1.70m)	2,4	26,6
B87 (2.90m)	2,3	26,6
B87 (3.70m)	2,7	26,6
B87 (4.20m)	2,6	26,2
3	2,7	26,4
4,8	2,7	26,7
5	2,6	26,2
7,7	2,9	25,6
8,2	3	26,1
8,6	3,1	26,4
8,7	2,9	26,3
8,8	3	26,1
10,7	3,2	26,5
11	3	26
12,6	3	26,4
14,5	3	26,3
15,6	3	26,1
16,5	2,9	25,8
18,1	2,9	26,1
29,3	3,2	26,8
33	2,2	26,4
36,8	2,3	26,5
69	3,4	27
71,6	3,1	26,4
71,8	2,9	26,4
72,5	3,1	26
86	2,4	26,5
86,1	2,3	26,2
91	2,3	26,5
94,7	2,1	25,7
96,05	2	25,8
97,65	1,9	26,1
131	1,1	26,2
132,8	0,8	24,4
142,3	1,1	26,4
150,7	1,4	26,4
151,3	1,2	25,9
151,6	1,3	25,4
153,7	1,4	25,7
154,2	1,5	26,5
155	1,4	25,1
157,7	1,4	26,1
159	1,7	26,3
159,35	1,7	25,9
159,5	1,6	25,9
160,3	1,2	24,7
163	1,8	25,7
163,3	1,8	26,3

**MEMOIRES DE GEOSCIENCES-RENNES**  
**Université de Rennes I - Campus de Beaulieu**  
**35042 - RENNES Cedex . Tel /fax : 02- 99.28.60.80**

**Dans la même collection :**

**N°1 - H. MARTIN** - Nature, origine et évolution d'un segment de croûte continentale archéenne : contraintes chimiques et isotopiques. Exemple de la Finlande orientale. 392 p., 183 fig., 51 tabl., 4 pl. (1985). **Epuisé**

**N°2 - G. QUERRE** - Palingénèse de la croûte continentale à l'Archéen : Les granitoïdes tardifs (2,5-2,4 Ga) de Finlande Orientale. Pétrologie et géochimie. 226 p., 74 fig., 41 tabl., 3 pl. (1985). **Epuisé**

**N°3 - J. DURAND** - Le Grès Armoricaïn. Sédimentologie. Traces fossiles. Milieux de dépôt. 150 p., 76 fig., 9 tabl., 19 pl. (1985). **Epuisé**

**N°4 - D. PRIOUR** - Genèse des zones de cisaillement : Application de la méthode des éléments finis à la simulation numérique de la déformation des roches. 157 p., 106 fig., 7 tabl. (1985). **55F.**

**N°5 - V. NGAKO** - Evolution métamorphique et structurale de la bordure sud-ouest de la "série de Poli", segment camerounais de la chaîne panafricaine. 185 p., 76 fig., 16 tabl., 12 pl. (1986). **70F.**

**N°6 - J. DE POULPIQUET** - Etude géophysique d'un marqueur magnétique situé sur la marge continentale sud-armoricaine. 159 p., 121 fig., 5 tabl. (1986). **55F.**

**N°7 - P. BARBEY** - Signification géodynamique des domaines granulitiques. La ceinture des granulites de Laponie : une suture de collision continentale d'âge protérozoïque inférieur (1.9-2.4 Ga). 324 p., 89 fig., 46 tabl., 11 pl. (1986). **115F.**

**N°8 - Ph. DAVY** - Modélisation thermo-mécanique de la collision continentale. 233 p., 72 fig., 2 tabl. (1986). **95F.**

**N°9 - Y. GEORGET** - Nature et origine des granites peralumineux à cordiérite et des roches associées. Exemple des granitoïdes du Massif Armoricaïn (France) : Pétrologie et géochimie. 250 p., 140 fig., 67 tabl. (1986). **Epuisé**

**N°10 - D. MARQUER** - Transfert de matière et déformation progressive des granitoïdes. Exemple des massifs de l'Aar et du Gothard (Alpes Centrales Suisses). 287 p., 134 fig., 52 tabl., 5 cartes hors-texte (1987). **Epuisé.**

N°11 - J.S. SALIS - Variation séculaire du champ magnétique terrestre. Direction et Paléointensité sur la période 7.000-70.000 BP dans la Chaîne des Puys. 190 p., 73 fig., 28 tabl., 1 carte hors-texte (1987). 90F.

N°12 - Y. GERARD - Etude expérimentale des interactions entre déformation et transformation de phase. Exemple de la transition calcite-aragonite. 126 p., 42 fig., 3 tabl., 10 pl. (1987). 75F.

N°13 - H. TATTEVIN - Déformation et transformation de phases induites par ondes de choc dans les silicates. Caractérisation par la microscopie électronique en transmission. 150 p., 50 fig., 1 tabl., 13 pl. (1987). 95F.

N°14 - J.L. PAQUETTE - Comportement des systèmes isotopiques U-Pb et Sm-Nd dans le métamorphisme éclogitique. Chaîne Hercynienne et Chaîne Alpine. 190 p., 88 fig., 39 tab., 2 pl. (1987). 95F.

N°15 - B. VENDEVILLE - Champs de failles et tectonique en extension; modélisation expérimentale. 392 p., 181 fig., 1 tabl., 82 pl. (1987). 265 F

N°16 - E. TAILLEBOIS - Cadre géologique des indices sulfurés à Zn, Pb, Cu, Fe du secteur de Gouézec-St-Thois : Dévono-Carbonifère du flanc Sud du Bassin de Châteaulin (Finistère). 195 p., 64 fig., 41 tabl., 8 pl. photo., 8 pl. h.texte. (1987). 110F

N°17 - J.P. COGNE - Contribution à l'étude paléomagnétique des roches déformées. 204 p., 86 fig., 17 tabl. (1987). 90F.

N°18 - E. DENIS - Les sédiments briovériens (Protérozoïque supérieur) de Bretagne septentrionale et occidentale : Nature, mise en place et évolution. 263 p., 148 fig., 26 tab., 8 pl. (1988). 140F.

N°19 - M. BALLEVRE - Collision continentale et chemins P-T : l'Unité pennique du Grand Paradis (Alpes Occidentales). 340 p., 146 fig., 10 tabl., (1988). Epuisé

N°20 - J.P. GRATIER - L'équilibrage des coupes géologiques. Buts, méthodes et applications. Atelier du Groupe d'Etudes Tectoniques le 8 Avril 1987 à Rennes. 165 p., 82 fig., 2 tabl. (1988). 85F.

N°21 - R.P. MENOT - Magmatismes paléozoïques et structuration carbonifère du Massif de Belledonne (Alpes Françaises). Contraintes nouvelles pour les schémas d'évolution de la chaîne varisque ouest-européenne. 465 p., 101 fig., 31 tab., 6 pl., (1988). Epuisé

N°22 - S. BLAIS - Les ceintures de roches vertes archéennes de Finlande Orientale : Géologie, pétrologie, géochimie et évolution géodynamique. 312 p., 107 fig., 98 tab., 11pl. photo, 1 pl. h.texte, (1989). 160F

N°23 - A. CHAUVIN - Intensité du champ magnétique terrestre en période stable de transition, enregistrée par des séquences de coulées volcaniques du Quaternaire. 217 p., 100 fig., 13 tab. (1989). 100F.

N°24 - J.P. VUICHARD - La marge austroalpine durant la collision alpine; évolution tectonométamorphique de la zone de Sesia-Lanzo. 307 p., 143 fig., 26 tab., 6 pl. hors-texte. (1989). 170F.

N°25 - C. GUERROT - Archéen et Protérozoïque dans la chaîne hercynienne ouest-européenne : géochimie isotopique (Sr-Nd-Pb) et géochronologie U-Pb sur zircons. 180 p., 68 fig., 29 tab., 1 pl. (1989) 90F.

N°26 - J.L. LAGARDE - Granites tardi-carbonifères et déformation crustale. L'exemple de la Méseta marocaine. 353 p., 244 fig., 15pl. (1989) 210F.

N°27 - Ph. BARDY - L'orogène cadomien dans le Nord-Est du Massif Armoricaïn et en Manche Occidentale. Etude tectonométamorphique et géophysique. 395 p., 142 fig., 7 tab., 1 pl. hors-texte. (1989). 175F.

N°28 - D. GAPAIS - Les Orthogneiss : Structures, mécanismes de déformation et analyse cinématique. 377 p., 184 fig., 3 tab. (1989). 275F.

N°29 - E. LE GOFF - Conditions pression-température de la déformation dans les orthogneiss : Modèle thermodynamique et exemples naturels. 321 p., 146 fig., 42 tab. (1989). 150F.

N°30 - D. KHATTACH - Paléomagnétisme de formations paléozoïques du Maroc. 220 p., 97 fig., 35 tab., (1989). 100F.

N°31 - A. HAIDER - Géologie de la formation ferrifère précambrienne et du complexe granulitique encaissant de Buur (Sud de la Somalie). Implications sur l'évolution crustale du socle de Buur. 215 p., 18 fig., 42 tab., 7 pl. (1989). 130 F.

N°32 - T. DANIEL - Traitement numérique d'image appliqué à l'analyse texturale de roches déformées. 186 p., 121 fig., 4 tab. (1989). 210 F.

N°33 - C. LECUYER - Hydrothermalisme fossile dans une paléocroûte océanique associée à un centre d'expansion lent : Le complexe ophiolitique de Trinity (N. Californie, U.S.A). 342 p., 109 fig., 73 tab. (1989). 200 F.

N°34 - P. RICHARD - Champs de failles au dessus d'un décrochement de socle: modélisation expérimentale. 382 p., 137 fig. (1989). 400 F.

N°35 - J. de BREMOND d'ARS - Estimation des propriétés rhéologiques des magmas par l'étude des instabilités gravitaires. Pétrologie du complexe plutonique lité de Guernesey. 370 p., 128 fig., 64 tabl. (1989). 180 F.

N°36 - A. LE CLEAC'H - Contribution à l'étude des propriétés physiques des minéraux à haute pression : Spectroscopie et calcul des grandeurs thermodynamiques de la lawsonite, des épidotes et des polymorphes de SiO<sub>2</sub>. 190 p., 72 fig., 37 tabl. (1989). 100 F.

N°37 - O. MERLE - Cinématique des nappes superficielles et profondes dans une chaîne de collision. 280 p., 165 fig., 3 tabl. (1990). 160F.

N°38 - P. ALLEMAND - Approche expérimentale de la mécanique du rifting continental. 205 p., 106 fig., 13 tabl. (1990). 160F.

N°39 - Ch. BASILE - Analyse structurale et modélisation analogique d'une marge transformante : l'exemple de la marge de Côte-d'Ivoire - Ghana. 230 p., 161 fig., 7 tabl. (1990) . Epuisé

N°40 - M. AUDIBERT - Déformation discontinue et rotations de blocs. Méthodes numériques de restauration. Application à la Galilée. 250 p., 80 fig., 5 tabl., (1991). 150F.

N°41 - G. RUFFET - Paléomagnétisme et <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar : étude combinée sur des intrusions précambriennes et paléozoïques du Trégor (Massif Armoricain) . 261 p., 80 fig., 19 tabl. (1991). 120F.

N°42 - P. SUZANNE - Extrusion latérale de l'Anatolie : Géométrie et mécanisme de la fracturation. 262 p., 100 fig., 12 pl., 5 tabl. (1991). 210F.

N°43 - G. FIQUET - Propriétés thermodynamiques de minéraux du manteau supérieur. Calorimétrie à haute température et spectroscopie Raman à haute pression et haute température. 274 p., 101 fig., 53 tabl. (1991). 130F.

N°44 - J. MARTINOD - Instabilités périodiques de la lithosphère (Flambage, Boudinage en compression et en extension). 283 p., 117 fig., 3 tabl., 2 pl. couleur. (1991). 170F.

N°45 - M.O. BESLIER - Formation des marges passives et remontée du manteau: Modélisation expérimentale et exemple de la marge de la Galice. 257 p., 86 fig., 5 tab., 2 pl. noir/blanc, 2 Pl. couleur. (1991). 180F.

N°46 - J.B.L. FRANCOLIN - Analyse structurale du Bassin du Rio Do Peixe. (Brésil) : 250 p., 83 fig., 3 tab., 9 pl. couleur. (1992). 300F.

N° 47 - S. TOURPIN - Perte des mémoires isotopiques (Nd, Sr, O) et géochimiques (REE) primaires des komatiites au cours du métamorphisme : exemple de la Finlande Orientale. 185 p., 53 fig., 23 tabl. (1992). 100F.

N° 48 - J.A. BARRAT - Genèse des magmas associés à l'ouverture d'un domaine océanique : Géochimie des laves du Nord-Est de l'Afrique (Mer Rouge - Afar) et d'Arabie. 175 p., 47 fig., 23 tab. (1992). 100F.

N° 49 - E. HALLOT - Injection dans les réservoirs magmatiques. Contraintes pétrologiques (Massifs de Fort La Latte et de Saint Briec, Bretagne Nord) et modélisation analogique. 331 p., 101 fig., 30 tabl. (1993). 180F.

N°50 - T. SOURIOT - Cinématique de l'extension post-pliocène en Afar. Imagerie SPOT et modélisation analogique. 225 p., 2 pl. coul., 1 tabl., 91 fig., 16 pl. photo., 1 carte H.Texte. (1993). 190F.

N° 51 - T. EUZEN - Péetrogenèse des granites de collision post- épaisissement. Le cas des granites crustaux et mantelliques du Complexe de Pontivy-Rostrenen (Massif Armoricaïn, France). 350 p., 2 pl. coul., 34 tabl. en annexe, (1993). 190F.

N° 52 - J. LE GALL - Reconstitution des dynamismes éruptifs d'une province paléovolcanique : l'exemple du graben cambrien du Maine (Est du Massif Armoricaïn). Péetrogenèse des magmas andésitiques et ignimbritiques et leur signification dans l'évolution géodynamique cadomienne. 370 p., 30pl. photo., 1 pl. coul. (1993). 350 F.

N° 53 - J. C. THOMAS - Cinématique tertiaire et rotations de blocs dans l'ouest de l'Asie Centrale (Tien Shan Kirghiz et dépression Tadjik). Etude structurale et paléomagnétique. 330 p., 107 fig., 2 pl. coul., 18 tabl., 1 carte, annexes. (1993). 220 F.

N°54 - F. LAFONT - Influences relatives de la subsidence et de l'eustatisme sur la localisation et la géométrie des réservoirs d'un système deltaïque. Exemple de l'Eocène du bassin de Jaca, Pyrénées Orientales., 270 p., 115 fig., dont 17 pl. couleur. (1994). 150 F.

N° 55 - C. BIELLMANN - Stabilité et réactivité des carbonates à très hautes pression et température. Implications pour le stockage du Carbone dans le manteau terrestre., 230 p., 74 fig., 11 tabl., 1 pl. couleur (1993). 175 F.

N°56 - A. POTREL - Evolution tectono-métamorphique d'un segment de croûte continentale archéenne. Exemple de l'Amsaga (R.I. Mauritanie), dorsale Réguibat (Craton Ouest Africain). 400 p., (dont annexes) 125 fig., 21 tabl., 1 pl. couleur, 43 pl. photo (1994). 270 F.

N° 57 - M. KUNTZ - Approche expérimentale de la déformation dans les systèmes préfracturés : Contribution à l'étude de l'inversion tectonique des bassins sédimentaires. 220 p., 19 pl., 87 fig., 3 tabl. (1994). 155 F.

N° 58 - D. ROUBY - Restauration en carte des domaines faillés en extension. Méthode et applications. 266 p., 98 fig. dont annexes (1994). 180 F.

N° 59 - J.J. TONDJI-BIYO - Chevauchements et bassins compressifs. Influence de l'érosion et de la sédimentation. Modélisation analogique et exemples naturels. 426 p., 141 fig., 4 pl. couleur, 21 tableaux, dont annexes (1995). 270 F.

N° 60 - H. BOUHALLIER - Evolution structurale et métamorphique de la croûte continentale archéenne (Craton de Dharwar, Inde du Sud). 277 p., 100 fig., dont 5 pl. coul., 7 tab., dont annexes (1995). 150 F.

N° 61 - P. GAUTIER - Géométrie crustale et cinématique de l'extension tardi-orogénique dans la domaine centre-égéen (îles des Cyclades et d'Eubée, Grèce). 430 p., 89 fig., dont 4 pl. coul., 1 tabl., dont annexes (1995). 220F.

N° 62 - M.T. ROMAN BERDIEL - Mécanismes d'intrusion des granites supracrustaux. Modèles analogiques et exemples naturels. 270 p., 75 fig., 5 pl. laser, 9 tabl. (1995). 160F.

N° 63 - M. JULLIEN - Polytypisme, ordre d'empilement et interstratification dans la cookéite et les phyllosilicates non micacés du métamorphisme. Influence de la pression. 226 p., 61 fig., 8 tabl. (1995). 150 F.

N° 64 - Y. LAHAYE - L'altération des komatiites. 224 p., 70 fig., 29 tabl., + annexes (1995). 150 F.

N° 65 - A. CRAVE - Quantification de l'Organisation des réseaux hydrographiques. 210 p., 68 fig., dont annexe (1995). 120 F.

N° 66 - A. ESSAIFI - Relations entre magmatisme-déformation et altération hydrothermale : L'exemple des Jebilet centrales (Hercynien, Maroc). 331 p., 248 fig., 4 tabl., dont annexes (1995). 170 F.

N° 67 - M. LE RAVALEC - Vitesses et perméabilité des roches : modélisation du rôle des fluides et des fissures. 276 p., 119 fig. 3 pl. couleur, 5 tabl., dont annexe (1995). 140 F.



- n° 68 - A. SEMIANI** - Métallogénie de la zone de cisaillement aurifère est-ouzzalienne : structure, pétrologie et géochimie des gisements d'or de Tirek-Amesmess (Hoggar occidental, Algérie). 262 p., 72 fig., 36 tabl., 4 pl. couleur + annexes, (1995). 130 F.
- N° 69 - F. MOREAU** - Méthodes de traitement de données géophysiques par transformée en ondelettes. 177 p., 57 fig., + annexes. (1995). 100 F.
- N° 70 - B. TOURNERIE** - Imagerie de réflecteurs électromagnétiques en régime diffusif : Méthode et applications en Géophysique. 165 p., 45 fig., 8 tabl., + annexes, (1995). 100 F.
- N° 71 - T. NALPAS** - Inversion des grabens du Sud de la Mer du Nord. Données de sub-surface et modélisation analogique. 245 p., 110 fig., dont 10 pl. coul., (1994). 120 F.
- N° 72 - M. URREIZTIETA** - Tectonique néogène et bassins transpressifs en bordure méridionale de l'Altiplano-Puna (27°S), Nord-Ouest argentin. 311 p., 111 fig., 5 tabl., 6 pl. couleur, dont annexe. (1995). 200 F.
- N° 73 - A.N. KOUAMELAN** - Géochronologie et Géochimie des Formations Archéennes et Protérozoïques de la Dorsale de Man en Côte d'Ivoire. Implications pour la Transition Archéen-Protérozoïque. 290 p., 99 fig., 23 tabl., 2 pl. couleur, dont annexe (1996). 120 F.
- N° 74 - Y. GARCIA** - Variation de l'intensité du champ magnétique en France durant les deux derniers millénaires. 331 p., 122 fig., 35 tab., dont annexe. (1996). 150 F.
- N° 75 - M. A. SANTOS PINTO** - Le recyclage de la croûte continentale archéenne : Exemple du bloc du Gavião- Bahia, Brésil. 193 p., 102 fig., 51 tab. (1996). 100 F.
- N° 76 - D. CHARDON** - Les déformations continentales archéennes : Exemples naturels et modélisation thermomécanique. 300 p., 127 fig., 6 tabl., 4 pl. photo; dont annexes. (1997). 130 F.
- N° 77 - C. ROBIN** - Mesure stratigraphique de la déformation : Application à l'évolution jurassique du Bassin de Paris. 293 p., 129 fig., 9 pl. couleur, dont annexes. (1997). 180 F.
- N° 78 - D. GRANJEON** - Modélisation stratigraphique déterministe : Conception et applications d'un modèle diffusif 3D multilithologique. 197 p., 56 fig., 22 tabl., 8 pl. couleur. (1997). 100 F.

**Hors Série - P. DAVY, F. GUILLOCHEAU, B. HAMELIN (Coordinateurs) -**  
**Géomorphologie : Processus et modélisation. Ecole thématique du CNRS, 146 p.,**  
**69 fig., 2 tabl., Lumigny, Juillet (1996) . 50 F**

**N° 79 - A. JAFFREZIC - Géochimie des éléments métalliques, des nitrates et du**  
**carbone organique dissous dans les eaux et les sols hydromorphes. Agriculture**  
**intensive et qualité des eaux dans les zones humides en Bretagne. 296 p., 143 fig.,**  
**46 tabl., 1 pl. coul., dont annexes (1997). 130 F.**

**N° 80 - O. BOUR - Transferts de fluides dans les milieux fracturés : Effets**  
**d'échelle. 272 p., 100 fig., 1 tabl., (1997). 100 F.**

**n° 81 - E. BONNET - La localisation de la déformation dans les milieux fragile-**  
**ductile : Approche expérimentale et application à la lithosphère continentale. 183**  
**p., 85 fig., 4 tabl., (1997). 85 F.**

**N° 82 - S. GESSA - Le genre *Nowakia* (Dacryoconarides) dans le Praguien de la**  
**République Tchèque : Biométrie, systématique, phylogénie,**  
**paléoenvironnements. 256 p., 132 fig., 8 pl., + annexes. (1997). 125 F.**

## MEMOIRES DE GEOSCIENCES

à retourner à :

Arlette FALAISE  
Géosciences - Rennes I  
Université de Rennes  
35042 - RENNES Cédex (France)  
Tél 02.99.28.60.80 Fax : 02.99.28.60.80

accompagné :

soit de votre BON DE COMMANDE  
ou bien de votre règlement (chèque libellé à l'ordre de) :  
Madame l'Agent Comptable du CNRS

### BON DE COMMANDE

NOM : .....

ORGANISME .....

ADRESSE .....

Veuillez me faire parvenir les ouvrages suivants :

N°	Auteur	Nb	P.U.	TOTAL

Frais d'envoi : 20,00 F pour le 1er volume par volume supplémentaire : 5,00 F	TOTAL
TOTAL DE LA COMMANDE	



**Imprimé à l'Université de Rennes I**

**Dépot Légal**

**4ème trimestre 1997**



## Résumé

Cette étude aborde les problèmes de spéciation et d'évolution chez les Dacryoconarides à partir des espèces du genre *Nowakia* du Praguien de la coupe de Cerná rokle (Dévonien inférieur, République Tchèque). Une analyse biométrique est mise au point pour ce groupe fossile afin de préciser la notion d'espèce. Des mesures morphométriques sont effectuées sur près de 3000 individus de *Nowakia*, répartis dans 38 populations issues chacune d'un niveau stratigraphique bien défini. L'étude statistique des données (analyses univariées, bivariées, factorielles) permet d'identifier et de caractériser morphométriquement les espèces du genre *Nowakia*. La méthodologie utilisée s'avère applicable à d'autres populations de *Nowakia*, mais aussi à d'autres Dacryoconarides. Six espèces appartenant au genre *Nowakia* sont identifiées dans la succession de Cerná rokle. Trois nouvelles espèces sont nommées formellement (*N. lata*, *N. multiannulata*, *N. ampla*) et une quatrième (*N. acuaria* s.str.) est restreinte à un champ de variabilité plus limité. La distribution verticale de ces espèces conduit à proposer, de la plus ancienne à la plus récente, les biozones d'intervalle à *kabylica*, à *pragensis*, à *acuaria* s.str., à *lata*, à *multiannulata*, à *ampla*.

L'influence des facteurs paléoenvironnementaux sur la dynamique des populations de Dacryoconarides et sur la spéciation du genre *Nowakia* est appréhendée à partir d'une étude de microfaciès et d'analyses isotopiques des carbonates contenant cette faune. Les variations dans la fréquence et la distribution des espèces au cours du temps fournissent une estimation de la diversité spécifique et de la vitesse d'évolution des Dacryoconarides. Les fluctuations des rapports isotopiques du carbone et de l'oxygène sont des marqueurs potentiels des variations du paléoenvironnement. Le rôle de ces facteurs extrinsèques apparaît toutefois secondaire par rapport aux facteurs intrinsèques relevant directement de processus biologiques. Les contraintes environnementales ne semblent pas avoir joué le rôle de facteur déclenchant qu'on leur attribue parfois vis à vis de la spéciation; tout au plus, dans certains cas, ont-elles favorisé la prolifération temporaire de certaines espèces.

Les modalités et le rythme de spéciation chez les *Nowakia* du Praguien sont discutés. Le retard ou la précocité de l'apparition de certains caractères morphologiques et des différences dans leur vitesse de développement sont interprétés en termes d'hétérochronies de développement. La lignée phylogénétique des *Nowakia* montre différentes tendances morphologiques illustrées par des espèces qui coexistent ou se succèdent au cours du temps. L'apparition des espèces est soudaine et la séparation au sein de lignées, point fondamental du modèle des équilibres ponctués, paraît remplie par les espèces du Praguien de Cerná rokle. Après leur apparition, les espèces de *Nowakia* montrent une stabilité morphologique au cours du temps. Le modèle évolutif de type gradualisme phylétique rend moins bien compte des observations effectuées.

## Mots clés :

Tentaculitoidea, Dévonien, biométrie, systématique, phylogénie, évolution, isotopes stables, paléoenvironnements.